LE BOTANISTE

LE BOTANISTE

DIRECTEUR : M. P.-A. DANGEARD

PROFESSEUR DE BOTANIQUE
A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS

SEPTIÈME SÉRIE

1900

PRIX DE L'ABONNEMENT A LA SÉRIE DE SIX FASCICULES
16 francs pour la France. — 18 francs pour l'Etranger

A LA DIRECTION, 34, RUE DE LA CHAINE

POITIERS

ET CHEZ TOUS LES LIBRAIRES

L'ORGANISATION ET LE DÉVELOPPEMENT

DU

COLPODELLA PUGNAX

Par P.-A. DANGEARD

Le *Colpodella pugnax* est un flagellé parasite des *Chlamydomonas :* il a été étudié par Cienkowski qui nous a fait connaître son genre de vie très particulier (1). Les zoospores sont en forme de croissant : leur longueur est de 12 μ environ ; elles ont un flagellum terminal ; une vacuole contractile se trouve dans la partie concave du corps ; ces zoospores, qui sont incolores avant la nutrition, se fixent sur le *Chlamydomonas pulvisculus*, perforent la membrane de cette algue et absorbent le contenu vert de la cellule ; elles reprennent ensuite leur liberté et, à un moment donné, elles s'arrêtent et se transforment en un sporange semblable à celui des Monadinées zoosporées ; les zoospores s'organisent autour des résidus provenant de la digestion ; elles sortent ensuite renfermées toutes ensemble dans un sac dont la paroi se détruit pour les mettre en liberté. Cienkowski a rencontré en outre dans le développement de cette espèce des kystes à double membrane dont il n'a pu obtenir la germination.

(1) Cienkowski : *Beiträge zur Kenntniss der Monaden* (Max Schultze's Archiv, I).

On s'est borné en général à reproduire la description précédente dans les traités généraux (1) et les ouvrages de classification (2), sans y ajouter aucune nouvelle indication de localité, ce qui pourrait faire supposer que l'espèce en question n'a été rencontrée qu'une fois.

Nous devons cependant mentionner une observation de Sorokin qui aurait trouvé le *Colpodella pugnax* à Tachkend (3); il se rencontrait sur des algues unicellulaires que l'auteur n'a pu déterminer. D'après Sorokin, la monade rejette ses résidus nutritifs sous forme de boules ou de taches vertes ou brunes : lorsqu'elle s'enkyste un peu plus tard, on ne voit pas de résidu nutritif dans le kyste de repos. Or, on n'observe jamais dans les Colpodelles aucun rejet des résidus de la digestion : ceux-ci restent au centre du sporange; ces mêmes résidus se voient avec la plus grande facilité dans les kystes de repos ; l'organisme rencontré par Sorokin n'est donc pas d'une façon certaine le *Colpodella pugnax*.

D'ailleurs, il s'est produit à propos de ce Flagellé une controverse curieuse : plusieurs observateurs ont cherché à identifier le *Colpodella pugnax* avec des espèces du genre *Bodo*.

Ainsi Stein représente sous le nom de *Bodo caudatus* (4) le développement d'un organisme qui, d'après lui, est identique au *Colpodella pugnax* ; les différences entre sa description et celle de Cienkowski sont cependant considérables. Le *Bodo caudatus* possède deux flagellums insérés à la partie antérieure du corps, un peu latéralement ; l'un

(1) Zopf : *Die Pilzthiere oder Schleimpilze* (Handbuch der Botanik de Schenk, 3, 2e partie, p. 116).

(2) Saccardo : *Sylloge Fungorum, vol.* VII, *pars 1, p.* 460.

(3) Sorokin : *Aperçu systématique des Chytridiacées.* (Archives botaniques du Nord de la France, Paris, 1887, p. 9).

(4) Stein : *Der Organismus der Infusionsthiere ; III Abth, 1 Halfte, Tafel II*, Leipzig, 1878.

est dirigé en avant, l'autre est traîné à l'arrière ; cette espèce possède une bouche suivie d'un œsophage; elle se nourrit soit de Vibrions, soit de *Chlamydomonas*, soit même d'Infusoires (*Colpoda cucullus*) ; Stein a vu un sporange contenant six embryons.

Klebs comprend d'une manière différente le *Bodo caudatus* (1) ; il signale la présence d'un sillon ventral qui n'a été vu ni par Stein, ni par Saville-Kent (2) ; l'ingestion des Bacilles ne se fait pas entre les deux flagellums, ainsi que le représente Stein, mais bien un peu au-dessus : l'espèce se nourrit également de Bactéries et de Micrococques, plus rarement de Chlamydomonadinées ; dans ce dernier cas, la cellule verte est introduite dans le protoplasma et non vidée de son contenu par aspiration. Le sporange vu par Stein appartiendrait à une autre espèce, car Klebs a suivi le mode de reproduction : c'est une simple division longitudinale. Les individus finalement peuvent, dans les cultures, s'arrondir en se contractant, sans qu'on puisse distinguer de membrane spéciale.

Si Klebs ne cherche pas comme Stein à identifier le *Colpodella pugnax* au *Bodo caudatus*, son opinion est cependant que le *Colpodella* est probablement une espèce du genre *Bodo* (3).

Les détails qui précèdent montrent suffisamment l'intérêt qui s'attache à une étude détaillée et complète du *Colpodella pugnax*.

ÉTUDE DU COLPODELLA PUGNAX.

Cette espèce n'est pas très rare, comme on serait tenté de le croire à la lecture des ouvrages qui traitent des

(1) G. Klebs : *Flagellatenstudien I et II* (Zeitschr. f. wiss. Zoolog. Bd.LV, Heft 2-3, p. 314).

(2) Saville Kent : *A Manual of Infusoria*, London, 1880-1882.

(3) Am wahrscheinlichsten ist mir, dass *Colpodella pugnax* eine besondere Bodospecies ist, loc. cit., p. 313.

Flagellés ; nous la considérons même comme assez commune ; mais elle passe facilement inaperçue.

C'est ainsi que pendant fort longtemps, au cours de nos recherches sur les organismes inférieurs, nous avons rencontré ces kystes dans nos cultures sans parvenir à en connaître l'origine : il a fallu que notre dernier travail sur les Chlamydomonadinées nous mît en présence de véritables épidémies causées par ce Flagellé ; nous avons fini alors, non sans peine, par reconnaître le *Colpodella pugnax*.

L'espèce une fois déterminée, rien n'est plus facile de la retrouver. Cienkowski la signale comme parasite du *Chlamydomonas pulvisculus ;* elle attaque sans doute plus ou moins toutes les espèces de ce genre : nous avons fait l'étude qui suit avec une culture de *Chlamydomonas Dilli* (1) ; d'autre part, nous avons vu des Colpodelles sur le *Chl. Reinhardti*.

D'après les observations de Stein et de Klebs, les espèces du genre *Bodo*, comme le *Bodo caudatus*, se nourrissent de Vibrions, de *Chlamydomonas*, etc. ; or, nous n'avons jamais vu le *Colpodella pugnax* s'attaquer à d'autres cellules que celles des *Chlamydomonas ;* si la chose se produit, elle doit être peu fréquente.

Notre étude comprend : A) *Organisation et structure des zoospores ;* B) *Mode de nutrition ;* C) *Formation des sporanges* ; D) *Formation des kystes* ; E) *Affinités et place dans la classification.*

A) *Organisation et structure des zoospores.*

Les zoospores, avant la nutrition, sont incolores : sur le vivant, le protoplasma paraît granuleux ; après fixation, il se montre aréolé, lorsqu'on l'examine dans le

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6 série).

baume de Canada ; l'iode permet de se rendre compte que les aréoles sont remplies par des grains d'amidon (fig. 1, 3, Pl. I).

La forme générale des Colpodelles est celle d'un croissant : il est nécessaire toutefois de remarquer que le corps est susceptible de déformations amiboïdes et qu'il peut ainsi se présenter avec un contour réniforme, ovale ou elliptique ; le flagellum inséré à l'arrière est sensiblement de la longueur du corps.

L'organisation générale est beaucoup plus compliquée que ne l'avait soupçonné Cienkowski : pour l'observer, il ne faut pas s'adresser aux jeunes zoospores qui viennent de sortir du sporange ; il faut choisir de préférence les individus plus âgés qui ont déjà absorbé une plus ou moins grande quantité d'aliments. Beaucoup de ces individus montrent nettement à la partie ventrale un sillon qui divise le corps suivant l'axe longitudinal, en deux parties (fig. 5, 8, Pl. II); ce sillon ne se présente pas toujours avec la même régularité, ni avec la même disposition ; en général, il est plus large à l'avant et il s'atténue à l'arrière.

C'est dans ce sillon, dans cette échancrure ventrale que se trouve la bouche ; elle est située vers le tiers antérieur du corps (fig. 5, Pl. I) ; si les circonstances sont favorables, on peut distinguer une sorte de canal qui conduit dans une cavité arrondie, une sorte d'œsophage.

La surface des zoospores n'a pas de membrane à double contour ; le périplaste n'en possède pas moins des propriétés spéciales de résistance à l'action des réactifs ; ainsi les colorants pénètrent difficilement dans le protoplasme, et, d'autre part, l'alcool n'enlève que très lentement la coloration verte des zoospores due à la chlorophylle ingérée ; il nous est arrivé de retrouver cette substance après une longue fixation et après les nombreuses manipulations qu'exige le montage au baume de Canada.

Le cytoplasme forme des mailles nombreuses très régulières : il est facile de se rendre compte qu'il s'agit en réalité d'aréoles renfermant chacune un grain d'amidon. Lorsqu'on colore avec le violet de gentiane et la safranine, le cytoplasme reste bleu, alors que le noyau est rouge ; on obtient ainsi, avec cette double coloration, des préparations très belles et très démonstratives; le réseau de cytoplasme a ses trabécules d'une grande finesse.

Le noyau est relativement assez gros ; il se teint le plus souvent d'une manière uniforme ; sa substance est homogène et chromatophile. Nous avons examiné des centaines d'individus, et cependant nous n'avons réussi qu'une ou deux fois seulement à distinguer dans le noyau quelque chose qui ressemblait à un nucléole : partout ailleurs, il ne montrait aucune différenciation appréciable ; le fait nous a d'autant plus étonné que l'absence de nucléole est chose relativement rare. Il est possible que la structure homogène du noyau ne soit qu'apparente : le nucléoplasme, en se chargeant de chromatine, masque le nucléole. Le noyau se trouve vers le milieu du corps et assez rapproché de la surface (fig. 5, 7, Pl. I) : si l'on examine les zoospores par leur face ventrale, on remarque que le noyau est un peu en dehors de l'axe longitudinal ; son contour est arrondi ou elliptique.

Nous pouvons déjà formuler un certain nombre de conclusions :

1° Il ressort nettement de cette description que le *Colpodella pugnax* Cienkow. ne peut être identifié avec le *Bodo caudatus* Stein ; les différences entre les deux espèces portent principalement sur le nombre et la disposition des flagellums ; le *Colpodella pugnax* ne possède qu'un flagellum qui est inséré à la partie postérieure du corps ; le *Bodo caudatus*, comme les autres espèces du genre, a deux flagellums qui sont insérés à la partie antérieure

du corps : on peut donc affirmer que le *Colpodella pugnax* ne peut rentrer dans le genre *Bodo*.

2° Le protoplasma, dans les espèces du genre *Bodo*, est plus ou moins réfringent, plus ou moins homogène; mais si nous nous reportons au mémoire de Klebs, nous constatons qu'on n'y a jamais signalé la présence d'amidon ; or, nous avons vu qu'il existe de nombreux granules amylacés dans le cytoplasme du *Colpodella pugnax* : c'est là un fait digne de remarque, surtout si l'on considère que l'amidon ne se rencontre que chez un petit nombre de Flagellés incolores, comme le *Polytoma uvella* et le *Chilomonas Paramœcium*.

3° L'existence d'un sillon ventral et d'une bouche chez le *Colpodella pugnax* ne permet pas de conserver plus longtemps cet organisme dans les Monadinées zoosporées, au voisinage des *Pseudospora ;* d'autres raisons tirées du développement viendront confirmer cette manière de voir.

4° La présence d'un noyau est indiquée pour la première fois dans cette espèce ; sa structure, autant qu'il a été possible d'en juger, n'est pas vésiculeuse comme celle du noyau de la plupart des Flagellés ; le nucléoplasme est chargé de chromatine et l'ensemble du noyau est érythrophile.

Nous notons l'érythrophilie du noyau des Colpodelles sans en tirer aucune conséquence ; ainsi que l'a constaté récemment Rosen (1), nous ne savons encore rien sur les causes qui amènent la *cyanophilie* ou *l'érythrophilie* du noyau. Strasburger a bien, il est vrai, essayé d'expliquer la cyanophilie : cette réaction serait liée à une mauvaise nutrition de la cellule ou au faible intervalle de temps qui sépare le noyau à l'état de repos du noyau à l'état de division; plusieurs des faits signalés par Rosen semblent con-

(1) Rosen : *Beiträge zur Kenntniss der Pflanzenzellen, III* (Beitr. z. Biol. d. Pfl., VII).

tredire cette manière de voir ; chez les Colpodelles, l'érythrophilie coïncide certainement avec une nutrition extraordinairement active et abondante.

5° Le périplaste possède des propriétés d'élasticité et de résistance aux réactifs colorants plus développées que chez n'importe quel autre Flagellé.

B) *Mode de nutrition.*

Le mode de nutrition des Colpodelles est particulièrement intéressant ; ces parasites ont fréquemment une taille plus faible que les algues qui leur servent de nourriture ; cependant nous voyons tout le protoplasme des *Chlamydomonas* passer rapidement à l'intérieur du parasite ; celui-ci augmente de volume d'autant, montrant ainsi une aptitude spéciale d'extension du corps qui est déjà pour nous étonner ; cette augmentation brusque de grosseur n'est d'ailleurs possible que par suite de l'absence d'une membrane propre ; nous ne connaissons guère parmi les organismes inférieurs, que les Acinétiens qui présentent dans leur nutrition quelque chose d'analogue, mais à un degré moindre.

Le parasite, à la recherche de l'aliment, se déplace d'un mouvement saccadé : lorsqu'il a trouvé un *Chlamydomonas* à sa convenance, il s'arrête brusquement, comme sous l'influence d'une décharge électrique, et il se fixe solidement sur sa victime ; l'absorption des aliments ne tarde pas à se produire.

Le phénomène est assez facile à suivre avec les zoospores incolores (fig. 9, 12, Pl. I) : après la fixation, elles s'agitent quelques instants, pendant lesquels elles perforent la membrane de l'algue ; au bout de trois ou quatre minutes environ, le contenu vert du *Chlamydomonas* commence à pénétrer dans le protoplasme du parasite ; la zoospore, pendant l'ingestion, continue souvent à s'agiter ; elle peut même, avec son flagellum qui

persiste, prendre un point d'appui sur la membrane de l'algue ; lorsque tout le contenu de celle-ci est absorbé, la Colpodelle paraît entièrement verte ; elle se détache alors, son corps éprouve des déformations amiboïdes, il s'arrondit presque pour revenir ensuite à un contour réniforme (fig. 2, Pl. I); la zoospore reprend ensuite son mouvement saccadé et se met en quête d'une nouvelle proie.

Les Colpodelles, ainsi rendues vertes par la nutrition, se distinguent assez difficilement au milieu des algues d'une culture ; en se fixant sur les *Chlamydomonas*, elles donnent naissance à certains aspects que l'on pourrait confondre facilement avec des conjugaisons de gamètes ; il suffit pour s'en convaincre de jeter un coup d'œil sur les figures (13-20, Pl. I) ; la ressemblance, qui n'est que temporaire, bien entendu, est souvent frappante. C'est l'observation de l'un de ces cas qui nous a éclairé la première fois sur la véritable nature des Colpodelles ; deux de ces Flagellés étaient fixés sur une cellule d'algue encore intacte ; au bout de cinq minutes, le protoplasme commençait à se retirer de la paroi aux deux extrémités, et bientôt nous le voyions passer en entier dans les deux parasites ; ces derniers se détachaient alors de la membrane vide et reprenaient leur mouvement (fig. 16-18, Pl. I).

Le sillon ventral et la bouche sont difficiles à distinguer sur les individus vivants ; on voit cependant avec un peu d'attention que c'est par sa face ventrale que la Colpodelle aborde l'algue ; cela est visible lorsque les deux cellules sont placées parallèlement ou à peu près ; on serait parfois tenté de croire que la bouche se trouve exactement à la partie antérieure du corps (fig. 13, Pl. I); la difficulté de déterminer exactement sa place vient de la facilité avec laquelle le corps de la zoospore se déforme ; nous savons par l'étude des zoospores fixées et colorées que cette bouche se trouve à une faible distance du sommet (fig. 5, Pl. I).

Lorsque les zoospores se remettent en marche, après avoir ingurgité tout le contenu d'un *Chlamydomonas*, on aperçoit fréquemment de profil une sorte d'échancrure ventrale qui persiste (fig. 2, 4, Pl. I).

Ce mode de nutrition que nous venons d'étudier sur le vivant soulève plusieurs questions intéressantes.

1° Il semble que la Colpodelle tue, par un procédé quelconque, le protoplasme de l'algue avant de l'absorber.

Nous avons vu qu'au moment du contact du parasite et de l'hôte, il se produit une sorte de décharge électrique; nous ne connaissons pas la nature exacte du phénomène, mais il rappelle beaucoup la fixation brusque d'un Infusoire par le tentacule d'un Acinétien; tandis que les *Chlamydomonas* attaqués par une Chytridinée continuent de se mouvoir normalement, ceux qui portent des Colpodelles sont toujours immobiles ; du moins, la chose se passait de cette façon dans nos cultures.

Qu'il s'agisse d'une sorte de décharge électrique ou d'un poison stupéfiant, l'effet est le même : le protoplasma de l'algue rendu inerte ne peut offrir aucune résistance à l'acte de déglutition qui va suivre.

2° Deux hypothèses peuvent être faites au sujet du mode de nutrition : on peut admettre que le contenu de l'algue est attiré par une forte aspiration à l'intérieur du parasite; on peut supposer également qu'une partie du protoplasme de la Colpodelle passe dans la cellule du *Chlamydomonas* pour en englober le contenu et l'attirer ensuite au dehors.

Cette dernière hypothèse est rendue peu vraisemblable déjà par le fait que les zoospores du parasite sont souvent beaucoup plus petites que l'algue ; leur volume ne semble pas diminuer pendant les premiers instants de la fixation ; des observations histologiques pouvaient cependant seules permettre de trancher la question.

Nous avons fait de nombreuses préparations en vue de

colorer des individus aux divers stades de la déglutition ; les résultats sont concordants : *à aucun moment le protoplasma du parasite ne pénètre dans la cellule du Chlamydomonas* ; il ne fait que perforer la membrane, sans doute au moyen d'une espèce de ferment digestif, pour se mettre au contact de l'aliment ; puis la déglutition commence ; nous en avons reproduit plusieurs aspects.

Dans la fig. 21, Pl. I, on voit une Colpodelle fixée sur un *Chlamydomonas* ; son cytoplasme est nettement alvéolaire en grande partie ; à l'avant, on distingue cependant du cytoplasme un peu plus coloré et sans structure apparente ; à la limite des deux, se trouve le noyau ; l'algue est déformée ; son noyau semble avoir subi un éclatement ; il n'a plus de contour net et les granules chromatiques sont dispersés en amas irréguliers ; le chromatophore conserve sa structure alvéolaire et le pyrénoïde est assez rapproché de l'endroit de succion.

La fig. 23, Pl. I, est aussi démonstrative ; une partie du chromatophore de l'algue a déjà pénétré dans la Colpodelle ; elle est entourée au contact par du protoplasma chromatique sans structure ; celui-ci contient une grande vacuole ; le reste du cytoplasme est alvéolaire et renferme le noyau. La fig. 24 représente un stade analogue ; on y voit également une large vacuole ; le noyau de l'algue est complètement désagrégé.

Enfin la fig. 25 représente la dernière partie du phénomène.

Dans cette déglutition, le cytoplasme de l'algue semble presque toujours être absorbé en dernier lieu ; nous avons dit précédemment qu'il était probablement rendu inerte par le parasite, lors de la fixation ; mais il n'en reste pas moins visqueux, ainsi que nous avons pu le constater plusieurs fois ; cette viscosité doit faciliter grandement l'absorption.

Le protoplasme de l'algue semble se mélanger au pro-

toplasma du parasite, et ce dernier se montre tout d'abord assez uniformément coloré en vert ; nous avons trouvé des individus chez lesquels il nous était impossible sur le vivant de faire aucune distinction entre le protoplasma qui venait d'être ingéré et celui de la Colpodelle. Le plus souvent, il existe une grande vacuole digestive centrale ; nous y avons trouvé une fois deux *Chlamydomonas*, dont l'un possédait encore son chromatophore (fig. 26, Pl. I) ; en général, cependant, le contenu de la vacuole digestive ne possède plus de structure figurée ; celle-ci a disparu sous l'influence de la digestion, laissant place à une substance semi-fluide, d'apparence homogène, qui est d'abord colorée en vert, puis en jaune ; finalement, la vacuole digestive ne contient plus que de l'eau et un amas de granulations rougeâtres ; la digestion peut même devenir plus complète, car nous avons assez fréquemment rencontré des individus chez lesquels la vacuole digestive ne renfermait que de l'eau sans aucune trace de granulations (fig. 27, 33, Pl. I).

Le protoplasme qui entoure la vacuole digestive renferme en abondance des grains d'amidon ; aussi présente-t-il, dans les préparations au baume de Canada, une structure alvéolaire très nette (fig. 21, 26, Pl. I). Comme les Colpodelles sont des Flagellés incolores, on doit se demander quelle est l'origine de cet amidon ; provient-il directement et sans changement des granules d'amidon contenus dans le chromatophore de l'algue qui sert de nourriture, ou bien résulte-t-il d'une formation nouvelle après digestion ?

Nous pensons que les granules d'amidon introduits avec le chromatophore dans le corps du parasite sont l'objet d'une digestion et que les granules de même substance qui se retrouvent abondants au milieu du protoplasme des Colpodelles sont de nouvelle formation.

Il est bien certain que l'amidon qui se rencontre abondamment dans le cytoplasme des Colpodelles, leur

appartient finalement en propre ; ces grains amylacés sont susceptibles de diminuer ou d'augmenter en nombre et en volume.

Comme les zoospores conservent pendant leur période d'activité la couleur verte qu'elles doivent aux algues ingérées, il ne me semble pas impossible que la fonction chlorophyllienne de l'algue puisse continuer à s'exercer dans une certaine mesure au profit des Colpodelles ; il y aurait là un cas de symbiose *post mortem* des plus intéressants ; malheureusement la démonstration de cette idée ne semble pas être facile à donner.

En résumé, dans ce chapitre, nous avons étudié plus complètement qu'on ne l'avait fait jusqu'ici le *mode d'ingestion* des aliments ; nous avons pu suivre, grâce aux méthodes histologiques, les diverses phases du phénomène et constater *qu'il n'y a pas un simple mélange entre le protoplasme de l'algue et celui du parasite* ; *il se forme une grande vacuole digestive à l'intérieur de laquelle s'opère la digestion*. En cela, les Colpodelles diffèrent encore sensiblement des espèces du genre Bodo : parmi ces dernières, il en est, comme le *Bodo edax* Kl. et le *Bodo celer* Klebs, qui absorbent leurs aliments à peu près de la même manière par succion, mais il se produit ensuite un tel mélange que les particules nutritives ne sauraient plus être distinguées à l'intérieur du cytoplasme (1). Fish a constaté la même chose dans le *Bodo jaculans* ; l'aliment n'est pas inclus dans une vacuole, il se trouve librement au sein du protoplasme dont il suit les mouvements (2).

2° La production d'amidon dans les Colpodelles mérite de retenir un instant l'attention.

(1) Die aufgenommene Nahrung wird gleich so im Korper vertheilt, das einzelne Ballen nicht unterschieden werden konnen, sondern bloss einzelne körnchen (*Bodo edax*). Klebs, loc. cit., p. 312.

(2) C. Fish : *Untersuchungen über einige Flagellaten und verwandte Organismen* (Zeitsch. fur wiss. Zoologie, Bd. 42, 1885, p. 105).

Si nous nous reportons à l'ouvrage de Butschli (1), nous voyons que l'amidon n'a été rencontré, parmi les Flagellés incolores, que chez un très petit nombre d'espèces : *Chilomonas Paramœcium*, *Polytoma uvella* et quelques formes incolores de *Chlorogonium* et de *Carteria :* examinons rapidement dans quelles conditions.

Chez le *Chilomonas Paramœcium,* Butschli a figuré en 1886 une assise amylogène, régulièrement disposée tout autour du corps. Fish admet que les grains d'amidon sont disséminés dans le corps ou rangés en une couche périphérique ; en même temps il attribue leur production à des amyloplastes (2); Kunstler pense qu'il s'agit de corpuscules protoplasmiques provenant de la dissociation de la couche vacuolaire renfermant les granules amylacés (3). Nous avons consulté de bonnes préparations de cette espèce, et notre avis est qu'il n'existe point d'amyloplastes ; l'amidon se forme directement au sein du cytoplasme, soit seulement à la périphérie, soit dans tout le corps ; les grains sont de grosseur inégale, leur présence détermine une structure alvéolaire du cytoplasme.

Dans le *Polytoma uvella*, c'est A. Schneider qui a reconnu le premier la nature des granules amylacés ; ils sont le plus souvent exactement sphériques, quelquefois ovales, rarement en forme de bâtonnets (4) ; ils envahissent une plus ou moins grande partie du corps en y déterminant une structure alvéolaire ; il n'existe aucune trace de leucites amylifères.

Klebs signale la présence d'amidon dans des formes incolores de *Chlorogonium euchlorum* et de *Carteria multifilis* (5);

(1) Butschli : *Protozoa*, Leipzig, p. 726.

(2) Fish : *Loc. cit*, p. 82.

(3) Kunstler : *Recherches sur la morphologie des Flagellés* (Bullet. scient. de la France et de la Belgique, 1889, p. 446).

(4) Francé : *Die Polytomeen* (Jahrb. f. w. Bot. Bd. 26, 1894, p. 317).

(5) G. Klebs : *Ueb d. Organis. einig Flagell.* (Unt. Bot. Inst. z. Tubingen, 1883, p. 340 341).

il s'agit très probablement d'espèces appartenant au genre *Polytoma*.

Enfin, il faut encore ajouter aux deux genres précédents le *Chlamydoblepharis brunnea*, espèce très voisine des *Polytoma* et dont le corps renferme également de l'amidon (1).

C'est à tort, pensons-nous, que Francé cite le *Rhabdomonas incurva* comme un Flagellé incolore renfermant des grains d'amidon (2); si on se reporte au mémoire de Klebs, on voit qu'il s'agit de corpuscules de paramylon (3).

Les genres *Chilomonas* et *Polytoma* occupent dans la classification une position spéciale, sur laquelle nous avons depuis longtemps insisté; immmédiatement au-dessus d'eux, la chlorophylle apparaît avec ses chromatophores et ses pyrénoïdes; il se fait une production normale d'amidon provenant de la fonction chlorophyllienne.

Dans les deux genres en question, l'abondance des granules amylacés est en raison directe de la richesse du milieu nutritif; l'espèce est saprophyte; avec la nutrition holophytique, chez les Cryptomonadinées et les Chlamydomonadinées, cette nécessité disparaît.

Ce qui caractérise le genre *Colpodella* et ce qui lui fait une place à part dans le groupe des Flagellés incolores produisant de l'amidon, c'est qu'il s'agit d'une espèce parasite et non saprophyte; nous n'en connaissons aucun autre exemple actuellement. L'intérêt se trouve encore augmenté, si l'on songe qu'il n'est pas impossible que la chlorophylle ingérée provenant de l'algue puisse encore jouir quelque temps de ses propriétés énergétiques spéciales.

C) *Formation des sporanges.*

La formation des sporanges est consécutive de la nutrition ; c'est lorsque la digestion est terminée que

(1) Francé : *Loc. cit.* p. 362.
(2) Francé : *Loc. cit.* p. 318.
(3) Klebs, *Loc. cit.* p. 323.

commence la fragmentation du protoplasma en zoospores.

Deux cas peuvent se présenter : 1° le corps de la Colpodelle s'est arrondi pendant la digestion, et son protoplasma ne présente plus aucune trace de sillon ventral (fig. 27, 33, Pl. I). Le sporange possède alors une membrane qui s'est formée pendant la nutrition ; sous cette membrane, le protoplasma forme un anneau d'épaisseur inégale qui entoure la vacuole digestive centrale ; il a ses alvéoles remplies d'amidon ; la vacuole digestive contient un liquide clair et au centre se trouve une pelote de résidus digestifs de couleur rougeâtre ; parfois, ces résidus manquent complètement.

Le sporange, à ce moment, ne possède encore qu'un seul noyau : celui-ci est situé dans la partie la plus épaisse de l'anneau protoplasmique ; sa structure continue d'être homogène, et malgré tous nos efforts, il nous a été impossible de voir exactement le mode de division. Une seule fois nous avons rencontré un noyau qui, sans montrer aucune différenciation interne, s'était séparé en deux moitiés. Le sporange montre deux, puis quatre noyaux, quelquefois huit ; à chaque bipartition, le protoplasme se fragmente également, de telle sorte que la formation des zoospores ne provient pas, comme on le croyait jusqu'ici, d'une fragmentation simultanée du protoplasme (fig. 30, 31, 34, 35, 36, 38, Pl. I).

2° Dans le second cas, le corps de la Colpodelle conserve sa forme allongée : le sillon longitudinal persiste dans le sporange (fig. 28, 29, Pl. I). Cette différence nous permet d'établir le sens ordinaire du cloisonnement, lors de la formation des zoospores.

La première division est longitudinale et elle se confond avec le sillon ventral : les deux noyaux se placent à droite et à gauche de ce sillon (fig. 28, Pl. I) ; la seconde division est perpendiculaire à la première ; il y a ainsi

formation de quatre zoospores. Quelquefois, une troisième bipartition du noyau se produit et le sporange renferme alors huit zoospores, groupées autour de la vacuole centrale. La fig. 37 indique une exception : elle représente la même zoospore vue en surface et en profondeur ; les deux noyaux se trouvent placés suivant le grand diamètre.

Le mode de sortie des zoospores a été bien indiqué par Cienkowski : elles quittent le sporange et se dégagent ensuite de la vésicule commune qui les renferme.

En résumé :

1° La formation des zoospores, dans le sporange, n'est pas simultanée comme chez les Monadinées zoosporées ; elle résulte de bipartitions successives.

2° La première bipartition est parallèle à l'axe ; elle est donc longitudinale. Ce caractère rapproche le genre *Colpodella* des Flagellés ordinaires.

Ces résultats mettent fin à une incertitude qui menaçait de se prolonger et que Klebs caractérisait de la façon suivante (1) :

« Weil Zopf nicht genugend Rucksicht auf die echten Flagellaten genommen hat, hat er auch zu seinen Pseudosporen Colpodella Cienkowski gerechnet, obwohl gerade die wesentlichste Eigenthümlichkeit, das Amöbenstadium, nicht vorhanden ist. Nach Stein ist disese Colpodella eine echte Bodo-Art, welche aber in so fern, noch an die Pseudosporen erinnert, als nach der Nahrungsaufnahme eine Cyste gebildet wird, in welcher durch simultane Vieltheilung neue Individuen entstehen. Es ware von grozer, Wichtigkeit, das diese Colpodella noch einmal genau untersucht würde, damit man weisz, wie eigentlich die Vermehrung vor sich geht, ob hier in der That eine von den anderen Bodonen abweichende Vermehrungsart

(1) G. Klebs : *Loc. cit.* p. 281.

vorliegt. Dabei ist weniger Werth auf die Thatsache zu legen, dass die Theilung in Cysten geschieht, wass hier und dort bekanntlich bei Ciliaten wie Flagellaten vorkommt; vielmehr handelt es sich um den Nachweis einer simultanem Entstehung zahlreicher Schwarmer, wass bei keiner Flagellate bisher beobachtet worden ist. Auch bezüglich der Organisation des Korpers wiedersprechen sich die Angaben von Stein und Cienkowski. »

D) *Formation des kystes.*

La formation des kystes débute comme celle des sporanges : on les distingue cependant assez vite de ces derniers à leur taille plus grosse et à leur membrane plus épaisse (fig. 39, 40, Pl. I) ; la vacuole digestive, qui renferme une masse verte sans structure apparente, est plus ou moins excentrique ; à côté, on rencontre souvent une ou plusieurs pelotes de résidus rougeâtres qui correspondent aux algues précédemment absorbées.

Un peu plus tard, le protoplasme se contracte et il sécrète une seconde membrane à quelque distance de la première (fig. 41, 44, Pl. I) ; l'intervalle compris entre les deux membranes est souvent rempli par une série de couches emboîtées qui se présentent sous l'aspect de stries concentriques.

Le protoplasme est rempli de grains d'amidon qui sont globuleux ; au centre du kyste se trouve une tache irrégulière de couleur jaune rougeâtre ; elle est remplacée plus tard par un gros globule sphérique teinté en jaune ; ce globule se décolore et ne montre plus qu'une ou deux taches un peu rougeâtres ; il peut même disparaître. La digestion, dans certains kystes tout au moins, est complète.

Les réactifs pénètrent très difficilement à l'intérieur de ces kystes ; le meilleur procédé pour s'assurer que les granules du protoplasme sont de nature amylacée consiste à tuer ces kystes par la chaleur ; l'iode agit alors

rapidement ; l'acide osmique, employé dans les mêmes conditions, colore à la longue un certain nombre de globules dispersés dans tout l'intérieur du kyste (fig. 42, Pl. I) ; la grosse boule jaune n'est pas modifiée par les deux réactifs précédents ; elle ne contient donc, à ce moment, ni graisse, ni amidon.

Chaque kyste ne renferme qu'un noyau ; sa structure n'est pas différente de celle que nous avons décrite à propos des zoospores ; ce noyau est en général assez rapproché de la membrane (fig. 44, Pl. I).

Nous n'avons pas réussi à observer la germination de ces kystes : il est à peu près certain, néanmoins, d'après ce que nous savons d'organismes analogues, que la germination donne naissance à un nouveau sporange.

La dimension de ces kystes est relativement considérable si on la compare à la dimension des individus ordinaires ; leur forme est allongée ou sphérique.

Ces kystes ont été vus par Cienkowski ; mais leur organisation interne n'était pas connue : *la particularité la plus saillante de cette structure est l'abondance d'amidon* ; nous ne connaissons des kystes semblables que chez le *Chilomonas Paramœcium* et le *Polytoma uvella*, deux Flagellés qui établissent la transition aux Chlorophytes ; le premier nous conduit aux Cryptomonadinées ; le second aux Chlamydomonadinées.

E) *Affinités.*

Cienkowski a placé le genre *Colpodella* dans ses Monadinées zoosporées, à côté du genre *Pseudospora* (1).

Zopf distingue dans les Monadinées zoosporées trois familles (2) : 1° les Pseudosporées avec les genres *Colpo-*

(1) Cienkowski : *Loc. cit.*
(2) Zopf : *Loc. cit.*

della, *Pseudospora*, *Protomonas*, *Diplophysalis* ; 2° les Gymnococcaceen avec les genres *Gymnococcus*, *Aphelidium*, *Pseudosporidium*, *Protomyxa* ; 3° les Plasmodiophoreen avec les genres *Plasmodiophora* et *Tetramyxa*.

En 1887, Zopf décrit deux nouveaux genres : *Polysporella* et *Endomonas* (1) ; nous avons montré que le premier de ces genres n'était autre chose qu'un *Pseudospora* attaqué par le *Nuclearia simplex* (2).

Nous avons également décrit deux nouveaux genres, *Endomonadina* et *Minutularia* (3) ; ce sont les représentants les plus petits de ce groupe : les zoospores n'ont guère qu'un μ et le diamètre des sporanges oscille entre 3 et 15 μ.

Ajoutons que Zopf a essayé en 1894 d'enlever le genre *Woronina* du groupe des champignons pour le placer dans les Monadinées zoosporées ; ses observations ont porté sur le *Woronina glomerata* (Cornu) Zopf qui habite les tubes de Vaucheries (4).

« In der Aufnahme fester Korper mit Hülfe der Pseudopodien und der schliesslich erfolgenden Ausscheidung der unverdauten Ingesta, liegt ohne Zweifel ein deutlicher Hinweis, dass es sich hier um einen Organismus von ausgesprochen *thierischem* Charakter handelt. *Loc. cit.* p. 55. »

Ainsi, c'est en s'appuyant sur le mode de nutrition que Zopf cherche à caractériser la nature animale ou végétale d'un organisme inférieur ; il a cru voir chez le *Woronina*

(1) Zopf : *Untersuchungen über Parasiten aus der Gruppe der Monadinen*, Halle, 1887.

(2) P.-A. Dangeard : *Le Polysporella Kutzingii* (Le Botaniste, 3e série, p. 209).

(3) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur quelques maladies des algues et des animaux* (Le Botaniste, 2e série, p. 230).

(4) Zopf : *Ueb einige nied. thierische und pfl. Organismen* (Beitr. z. Physiol. und Morph. niederer Organismen, Viertes Heft, Leipzig, 1894).

glomerata des amibes et des plasmodes absorbant à leur intérieur le protoplasma vert des Vaucheries ; les résidus rougeâtres de la digestion étaient rejetés ensuite à l'extérieur.

Cela n'est pas pour nous déplaire de voir un savant comme Zopf chercher à s'appuyer sur un caractère dont nous avons le premier signalé la valeur. Dans la circonstance présente, nous redoutons une méprise ; il nous semble bien improbable que le cycle du développement décrit par Zopf appartienne à un même organisme ; si sa description était exacte, nous aurions avec le *Woronina* une Monadinée zoosporée dont les kystes émettraient leurs zoospores à l'extérieur par le moyen d'un long tube, comme chez certaines Chytridinées ; ce résultat, avant d'être admis, mériterait confirmation.

Nos observations sur le *Colpodella pugnax* ne permettent pas de conserver plus longtemps cette espèce dans les Monadinées zoosporées : elle diffère de ces dernières par la haute organisation du stade zoospore, par le mode de division du corps à l'intérieur des sporanges.

Ces deux caractères et surtout le premier nous permettent de dire qu'il s'agit d'un Flagellé proprement dit.

Dans les Monadinées zoosporées, le stade zoospore n'offre que peu de durée ; si l'on admet que cette famille descend des Rhizopodes inférieurs et en particulier des Vampyrelles, on s'explique la transformation des pseudopodes en flagellums, par la nécessité d'une recherche plus active de l'aliment ; aussi, lorsque cet aliment a été trouvé, le stade zoospore fait place à un stade amiboïde ou immobile, pendant lequel s'effectue la nutrition ; on peut donc dire qu'à l'origine, la forme à flagellums ou zoospore avait une durée éphémère comme chez les Monadinées zoosporées, où elle répondait à une nécessité déterminée.

Ces Monadinées zoosporées, comme nous l'avons établi

depuis longtemps, forment la souche de groupes très différents, comme les Champignons, les Flagellés, etc.

Si nous prenons les Champignons, nous voyons que l'évolution a porté sur le stade de nutrition, celui qui conduit à la formation des sporanges, sur le thalle en un mot; le stade zoospore est resté ce qu'il était dans les Monadinées zoosporées ; il n'a subi aucune modification sensible.

Il en est autrement, lorsqu'on considère les Flagellés : l'évolution a porté sur le stade mobile ; la zoospore a augmenté de volume, son organisation s'est perfectionnée : elle a acquis une bouche et un rudiment d'appareil digestif ; c'est à elle que revient la partie la plus importante du développement.

Ce caractère ne peut tromper ; les Colpodelles, par le fait même de la haute organisation de leurs zoospores, sont des Flagellés ; mais il n'est pas facile de fixer leur place exacte dans ce groupe.

On est tenté de les rapprocher du genre *Bodo* à cause du mode d'absorption des aliments, qui est identique dans les deux genres ; il existe aussi un sillon ventral dans le *Bodo caudatus* ; mais cette dernière disposition est commune à plusieurs genres ; on retrouve un sillon semblable et mieux développé dans le *Petalomonas mediocanellata* St., le *Colponema loxodes* St., etc. ; d'autre part, les espèces du genre *Bodo* possèdent deux flagellums, alors que les Colpodelles n'en ont qu'un ; enfin, ces dernières montrent une grande vacuole digestive centrale, ce qui n'existe pas dans le genre *Bodo*.

A la vérité, ces différences sont peu importantes : toutefois, il en existe d'autres qui tendent à faire attribuer une place à part au genre *Colpodella* parmi les Flagellés.

Ce sont : 1° la production d'amidon ; 2° la formation de zoospores à l'intérieur d'un sporange.

Nous avons déjà insisté sur l'intérêt que présente la production d'amidon chez les Flagellés incolores ; il se

trouve que les deux ou trois genres où on l'a rencontré conduisent directement aux Chlorophytes ; le *Chilomonas Paramœcium* n'étant pas autre chose qu'un *Cryptomonas* dépourvu de chromatophore et le *Polytoma uvella* représentant une Chlamydomonadinée sans chloroleucite.

On doit distinguer deux sortes de sporanges ou cystes : dans les uns, le cytoplasme se fragmente simultanément en zoospores, comme la chose a lieu chez les Monadinées zoosporées et beaucoup de champignons ; dans les autres, les zoospores proviennent de bipartitions successives comme dans le *Polytoma uvella* et les Chlamydomonadinées.

La sporulation a été signalée çà et là chez les Flagellés : on l'a décrite dans *Oikomonas mutabilis* Kent, *Heteromita lens*, *Poteriodendron petiolatum* Kent, *Physomonas socialis* Kent, *Anthophysa vegetans* O. F. M., *Deltomonas Cyclopum* (1) ; mais plusieurs de ces espèces sont sans doute des Monadinées zoosporées ; d'autre part, la sporulation signalée chez d'autres (*Anthophysa*) n'est que le développement d'un parasite analogue, sinon identique au *Sphærita endogena* Dang.

La reproduction ordinaire et normale des Flagellés est donc la simple bipartition du corps suivant l'axe ; comme, en dehors du *Polytoma uvella*, souche des Chlamydomonadinées, on ne connaît aucun exemple de sporulation bien étudié, le cas du sporange des Colpodelles prend un intérêt spécial.

Le genre *Colpodelle* est, à notre avis, un Flagellé déjà très différencié ; nous serions assez disposé à en faire la souche des Péridiniens.

A la base de ce groupe, on trouve les *Gymnodiacæ*, dont plusieurs espèces sont incolores : d'après Schütt,

(1) Butschli : *Protozoa*, p. 765-766.

Cette famille a des affinités avec les *Volvocaceæ* (1). Selon Klebs (2), les Péridiniens dérivent des *Rhizomastigina* et ils ont des affinités avec les *Chroomonadina* et les *Dictyochidæ* (3).

Voici quelques-unes des raisons qui peuvent être données à l'appui de notre opinion :

1° L'organisation du corps n'est pas très différente si l'on compare un *Gymnodinium* et un *Colpodella* : le sillon ventral de ce dernier s'est complété par l'adjonction du sillon transversal et par l'addition du second flagellum qui s'y trouve placé.

2° La nutrition s'opère presque identiquement de la même façon dans les deux genres : il existe une bouche ; le protoplasma montre des mouvements amiboïdes lors de l'ingestion : les aliments sont digérés dans une vacuole digestive. On peut consulter à cet égard le travail de Schilling (4) et le nôtre (5).

Nous devons surtout insister sur la production d'amidon : d'après ce que l'on sait du *Chilomonas Paramæcium* et du *Polytoma uvella*, la formation de l'amidon chez les Flagellés incolores précède immédiatement l'apparition des chromatophores ; or, dans le *Colpodella* et dans les *Gymnodinium*, il existe de l'amidon, malgré l'absence du chromatophore ; on doit supposer que c'est au degré immédiatement supérieur que sont apparus les phéoleucites

Enfin, les Péridiniens, comme le *Colpodella*, possèdent des sporanges et des kystes à double membrane (6).

(1) Engler et Prantl : *Die naturl. Pflanzenfamilien* ; Peridiniales v. *Schütt*, Leipzig, 1896.

(2) Klebs : *Loc. cit.*, p. 286.

(3) Borgert : *Ueber Dictyochiden* (Zeit. f. w. Zool., Bd 51, p. 629).

(4) Schilling : *Untersuchungen über die thierische Lebensweise einiger Peridineen* (Berich. d. d. bot. Gesellsch. 1891).

P.-A. Dangeard : *La nutrition animale des Péridiniens* (Le Botaniste, 3e série, 1892).

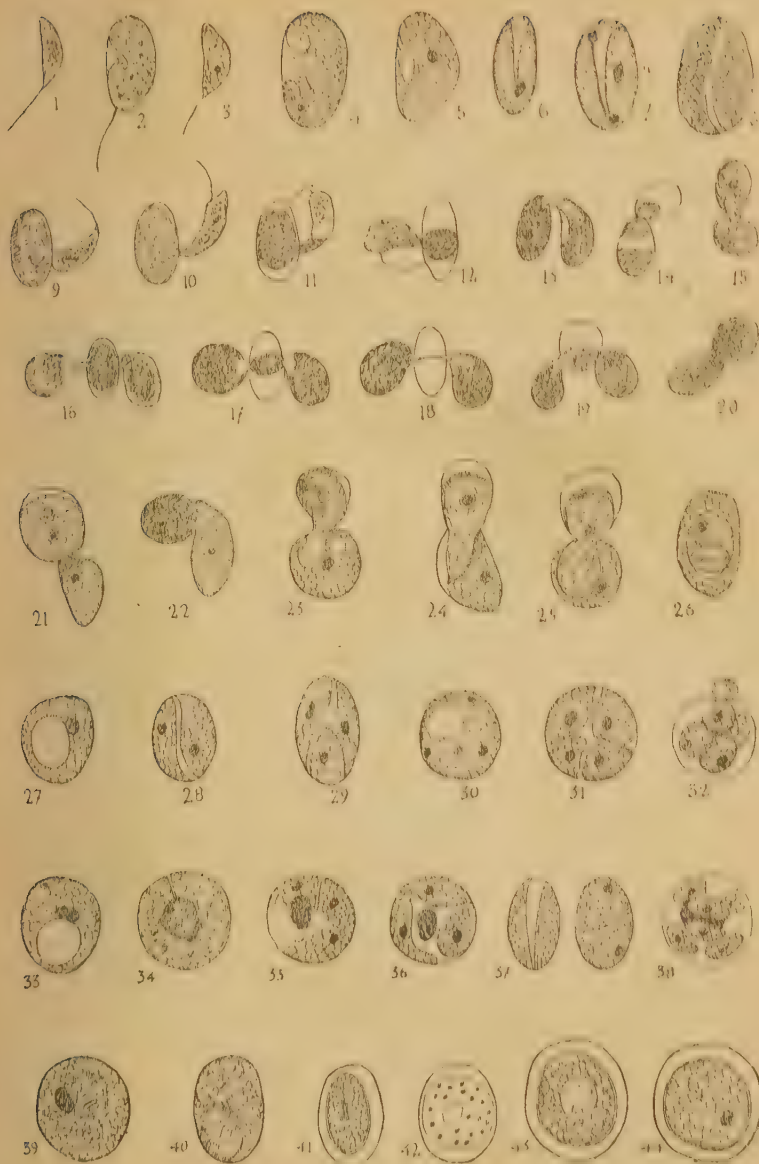
(6) P.-A. Dangeard *La nutrition animale des Péridiniens. Loc. cit.*

Malgré les critiques qui ont accueilli nos premiers travaux, personne, à l'heure actuelle, ne nie l'influence qu'ils ont eue sur la question des origines du règne végétal tout entier ; on s'accorde maintenant à reconnaître une orientation végétale à tous les groupes inférieurs munis de chromatophores, Eugléniens, Péridiniens, Chlamydomonadinées, Volvocinées ; parmi ces groupes, celui des Chlamydomonadinées a joué dans l'évolution des Chlorophytes un rôle prépondérant.

PLANCHE I

Le *Colpodella pugnax* Cnk.

FIG. 1. — Zoospore incolore à sa sortie du sporange.
FIG. 2. — Zoospore après la nutrition, avec une échancrure ventrale.
FIG. 3. — Zoospore fixée et colorée montrant le noyau.
FIG. 4-8. — Zoospores montrant divers aspects du sillon ventral et de l'échancrure buccale.
FIG. 9-12. — Diverses phases de l'ingestion d'un *Chlamydomonas* par une Colpodelle.
FIG. 13-20. — Autres aspects.
FIG. 21-25. — Etude histologique des zoospores pendant l'absorption de l'algue.
FIG. 26. — Individu avec une vacuole digestive renfermant deux *Chlamydomonas*.
FIG. 27-38. — Formation des zoospores dans le sporange.
FIG. 39-44. — Enkystement.



L'organisation et le développement du *Colpodella pugnax*.

STRUCTURE ET COMMUNICATIONS PROTOPLASMIQUES

DANS LE

BACTRIDIUM FLAVUM

Par P.-A. DANGEARD

Nous avons rencontré, l'année dernière, sur de vieilles souches situées le long d'un ruisseau à Biard, aux environs de Poitiers, un champignon qui formait de petits buissons jaunâtres ; ces buissons se développaient directement à la surface du bois pourri. De retour au Laboratoire, nous nous aperçûmes que l'étude de ce champignon présentait de l'intérêt au point de vue de la structure cellulaire ; grâce à l'obligeance de M. le professeur Saccardo, il nous fut possible de le déterminer : il s'agissait du *Bactridium flavum* K. et Sch., un hyphomycète.

Nous étudierons successivement le mycélium et les conidies ; nous décrirons ensuite quelques modifications d'ordre pathologique.

1° *Le Mycélium.*

Le mycélium est constitué par de gros tubes qui sont cloisonnés çà et là en longs articles ; chaque article

renferme une dizaine de noyaux ou davantage (fig. 1, Pl. II).

Les filaments mycéliens se ramifient à l'intérieur du bois en décomposition ; ils parcourent la cavité des fibres ligneuses qu'ils remplissent complètement ; il se produit de fréquentes anastomoses entre articles voisins ; la communication peut s'établir au travers des ponctuations du bois (fig. 1, Pl. II). Il est d'ailleurs beaucoup plus facile d'observer ces anastomoses sur le mycélium qui se développe à la surface du support, car ici les filaments sont libres et peuvent être suivis sur une assez grande longueur ; outre les anastomoses latérales que l'on observe en un point quelconque de deux filaments parallèles (fig. 3, Pl. II), il en existe d'autres ; certains tubes se recourbent à angle droit et vont se terminer en s'anastomosant à un tube voisin ; ces dernières anastomoses pourraient être confondues avec de véritables ramifications (fig. 2, Pl. II).

Les anastomoses entre filaments mycéliens sont communes chez les champignons (1) ; parmi les plus intéressantes, il faut citer celles qui se produisent sur le promycélium des Ustilaginées ; nous en avons parlé longuement dans un autre travail (2) et Harper est revenu depuis sur cette question (3) ; ces anastomoses méritent une mention spéciale dans le *Bactridium*, par suite de leur formation au travers des ponctuations du bois.

Le cytoplasme montre une structure granuleuse lorsqu'on le traite par les réactifs suivants : picro-carmin, 2 heures ; hématoxyline en solution aqueuse, 1 heure ;

(1) De Bary : *Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884, p. 2.

(2) P.-A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série, p. 283).

(3) Harper : *Nuclear phenomena in certain stages in the development of the smuts* (Trans. of the Wisconsin Acad. of Sc. Arts and Lett., vol. XII).

bleu de Löfler, quelques secondes. Les préparations ainsi obtenues sont de toute beauté ; les granules, tous semblables, sont serrés les uns contre les autres et plongés dans une masse amorphe blanche : ces granules sont colorés en rouge comme les noyaux, mais ils conservent une teinte plus faible ; nous croyons que l'action de la potasse qui entre dans le bleu de Löfler, en proportion sensible, est pour beaucoup dans cette apparence, car on ne la retrouve pas aussi nette avec la plupart des autres réactifs ; c'est par des exemples de ce genre qu'on voit bien l'inutilité des efforts qui ont pour but d'attribuer au protoplasme une structure particulière et toujours la même ; ceux qui n'auraient vu que des préparations analogues à celles dont nous venons de parler ne pourraient comprendre qu'on adoptât une autre théorie que celle d'Altmann ; nous avons dit ailleurs ce qu'il fallait penser de la structure du protoplasme et des diverses modifications qu'elle présente (1).

Le cytoplasme renferme dans chaque article un certain nombre de vacuoles nettement délimitées et de diamètre variable ; cette remarque ne s'applique pas au mycélium qui rampe sur le support ; celui-ci a un cytoplasme moins dense, et le plus souvent dépourvu de vacuoles (fig. 2, Pl. II).

Les noyaux se montrent en général comme de simples taches chromatiques ; on parvient cependant à y reconnaître dans quelques cas la structure ordinaire : le nucléole est très petit et se distingue à peine au milieu du réseau nucléaire ou des granulations chromatiques ; nous avons déjà dit que le nombre des noyaux était d'une dizaine par article ; il peut s'élever jusqu'à vingt.

Les articles du thalle communiquent ensemble par

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série, 1899).

une perforation qui occupe le centre de chaque cloison transversale ; la ponctuation est très nette partout, mais il est beaucoup plus difficile de dire s'il y a réellement perforation dans tous les cas ; nous pensons que ces communications peuvent n'être que transitoires et finissent par s'oblitérer ; nous pourrons d'ailleurs les étudier beaucoup mieux dans l'appareil conidien.

2° *Appareil conidien.*

L'appareil conidien se compose de buissons compacts de conidies ; ces buissons, de couleur jaunâtre, se voient très bien à l'œil nu. On peut les désagréger à l'aide d'une aiguille et observer ainsi sous le microscope les conidies séparées.

Les conidies sont des extrémités renflées de filaments mycéliens ; elles sont claviformes dans leur ensemble ; leurs dimensions sont considérables (150 — 190 × 30 — 45 μ). Chaque conidie comprend de trois à six articles de longueur inégale (fig. 4, Pl. II) ; ordinairement, l'article médian est de beaucoup le plus long.

Le contenu des articles varie dans des limites assez grandes, depuis la structure réticulée à larges mailles (fig. 7, Pl. II) jusqu'à la structure compacte et granuleuse (fig. 6, Pl. II) ; ces différences existent fréquemment dans les articles d'une même conidie. On peut mettre les granulations en évidence par la méthode qui nous a servi pour le mycélium ; elles sont excessivement régulières et se touchent les unes les autres ; leur coloration va, selon la durée de la déshydratation, du bleu au rouge, comme celle du noyau lui-même.

Les noyaux sont beaucoup plus faciles à étudier ici que dans les hyphes ; ils présentent, malgré leur petite taille, toutes les modifications que l'on rencontre dans les éléments nucléaires : ils sont en général arrondis, mais

leur nature plastique se révèle, lorsqu'ils se trouvent dans un courant protoplasmique ; ils s'allongent alors suivant le sens du contact et prennent la forme de navettes ; le nucléole, très réduit, occupe soit le milieu, soit l'une des extrémités du noyau ainsi déformé (fig. 9, Pl. II). Les noyaux ordinaires laissent voir, sous la membrane, soit un fin réseau, soit quelques granulations chromatiques ; celles-ci sont au nombre de cinq ou six (fig. 10, Pl. II). Les noyaux sont assez régulièrement dispersés dans tout le cytoplasme : les petits articles en comptent sept ou huit, les grands en ont quelquefois jusqu'à trente (fig. 10, Pl. II).

Afin de pouvoir décrire le mode de division de ces noyaux, nous avons examiné un grand nombre de préparations ; dans toutes, les conidies étaient cloisonnées et les noyaux à l'état de repos. Exception doit être faite cependant pour une conidie à un seul article et qui, malgré sa grosseur, ne renfermait qu'une dizaine d'éléments nucléaires (fig. 8, Pl. II) ; quatre ou cinq d'entre eux étaient manifestement au stade de la plaque équatoriale ; on distinguait cinq ou six chromosomes placés sur un même plan, et la membrane nucléaire avait disparu ; évidemment il s'agit d'une karyokinèse analogue à celle qui a été déjà plusieurs fois décrite chez les Champignons (1).

Dans quelques conidies, nous avons rencontré des formations dont la nature exacte et le rôle nous sont inconnus ; ce sont des sphères homogènes et denses, dont la grosseur est sensiblement supérieure à celle des éléments nucléaires ; quelques-unes de ces sphères sont au contact direct des cloisons transversales, mais d'autres se trouvent au milieu même du cytoplasme (fig. 5, Pl. II). Elles nous ont rappelé des éléments semblables que nous avons rencontrés dans les basides de *Polyporus*

(1) Harper : *Kernth. und freie Zellbil. im Ascus* (Jahr. f. wiss. Bot Bd. XXX).

versicolor en les caractérisant de la manière suivante : « Ces corpuscules sont constitués par un globule de substance homogène qui ne se colore que difficilement par l'hématoxyline ; ils sont entourés d'une zone claire très nette qui les sépare du protoplasma. Leur position rappelle tout à fait celle des centrosomes que nous avons signalés dans l'asque de la Pézize ; ils se montrent au moment de la fécondation et se placent l'un en avant, l'autre en arrière du noyau, à une distance variable, quelquefois même au contact de la masse nucléaire ; ils disparaissent lorsque le noyau sexuel se divise pour former les noyaux des spores (1) ».

Rien n'indique dans le *Bactridium* que ces corpuscules puissent être considérés comme des centrosomes ; leur nature et leur rôle restent problématiques ; il s'agit en tout cas d'un élément transitoire, puisqu'il ne se rencontre que dans certains articles.

On trouve également au centre des oosphères dans les Saprolégniacées et les Péronosporacées un corpuscule qui apparait avant la fécondation et disparaît plus tard ; « au centre des oosphères, se montre dès le début un corpuscule sphérique, formé par une substance homogène, se colorant peu ou point par l'hématoxyline ; il grossit peu à peu, devient plus sensible aux colorants ; finalement, il occupe un large espace dans l'oospore. La manière dont il se comporte sous l'action prolongée du chloroforme et de l'alcool démontre sa nature oléagineuse (2). » Wager reconnaît un corpuscule central analogue dans le *Cystopus candidus ;* mais il critique notre opinion sur sa nature oléagineuse (3). Il est à remarquer cependant

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la reproduction sexuelle de Basidiomycettes* (Le Botaniste, 4e série, p. 164-165.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série, p. 140-141).

(3) Wager : *On the structure and reproduction of Cystopus candidus* (Annals of Botany, vol. X).

que Stevens, qui vient d'étudier avec détail cet élément dans l'*Albugo Bliti*, incline à penser (1) qu'il est formé par la fusion de gouttelettes de « some oil like substance that has remained undissolved under all the treatment experienced by the preparation. *Loc. cit.*, p. 161 ». Nous voulons simplement montrer par cette citation que la substance constitutive du corpuscule est loin d'être connue ; son rôle ne l'est pas davantage. Stevens cependant propose de lui donner le nom de « cœnocentrum », en vue de caractériser ses caractères morphologiques et peut-être aussi sa valeur physiologique. Nous proposons le nom de « cœnosphère » qui ne préjuge rien pour tous ces éléments à caractère transitoire que nous avons découverts dans l'asque des Pézizes, dans la baside des Polypores, dans les conidies du *Bactridium*, dans les oosphères des Saprolégniacées et des Péronosporacées ; une étude spéciale permettra peut-être de leur reconnaître une origine, une structure et un rôle différents ; pour l'instant, il est commode de les grouper sous une appellation commune.

La membrane des conidies est épaissie, et elle paraît sensiblement homogène : il n'en est pas de même des cloisons transversales dans lesquelles on distingue trois couches, dont la médiane possède des propriétés différentes de celles des deux autres. En effet, après une coloration au bleu Nicholson, la couche moyenne reste colorée en beau bleu, alors que les deux autres ne présentent qu'une teinte verte qui est celle de la membrane d'enveloppe des conidies (fig. 6, Pl. II).

Les cloisons transversales sont intéressantes à étudier à un autre point de vue ; comme dans un certain nombre d'autres champignons, ces cloisons se développent sous

(1) Stevens : *The compound oosphere of Albugo Bliti* (Bot. Gazette, vol. XXVIII, 1899).

forme d'un anneau pariétal dont l'ouverture centrale se rétrécit de plus en plus. Dans le *Bactridium flavum*, la cloison transversale reste perforée en son centre et les cytoplasmes communiquent librement ; non seulement on peut mettre en évidence le cordon protoplasmique qui traverse la perforation (fig. 6, Pl. II), mais on peut également se rendre compte d'un courant ascendant, normal ou provoqué, qui se produit dans les conidies grâce à ces perforations. C'est ainsi que dans les préparations, il n'est pas rare de constater qu'une petite partie du cytoplasme d'un article a traversé la perforation pour passer dans l'article supérieur (fig. 6, Pl. II) ; il ne s'agit là évidemment, le plus souvent, que d'un phénomène mécanique produit par l'action des réactifs (fig. 11, Pl. II) ; mais il est certain que la chose se produit aussi sur le vivant et que, grâce à cette disposition, le cytoplasme venant du thalle tend à s'accumuler dans les articles supérieurs des conidies.

On a observé dans un assez grand nombre d'organismes pluricellulaires que les divers cytoplasmes communiquent entre eux par l'intermédiaire de fins trabécules ; en général, c'est à l'endroit des ponctuations ordinaires, là ou la membrane est amincie, qu'existent les canaux très fins qui donnent passage aux filaments protoplasmiques ; ces filaments atteignent exceptionnellement 3 μ de diamètre dans les *Thuidium* d'après Kienitz-Gerloff (1) ; ils sont encore assez gros chez les Fougères, qui constituent ainsi un des meilleurs sujets d'étude pour l'examen de cette importante question (2)

En ce qui concerne plus spécialement les Champignons, nous voyons Strasburger signaler la présence d'une ponc-

(1) Kienitz-Gerloff : *Die protoplasmaverb. zw. benachbart. Gew.* (Bot. Zeit., 1891, p. 1).

(2) Poirault : *Recherches anat. sur les Cryptogames vasc.*, thèse G. Masson, Paris, p. 210.

tuation très fine au centre des cloisons transversales dans les hyphes de l'*Agaricus campestris* (1); de chaque côté de la ponctuation existe un petit amas de substance réfringente: de telles ponctuations sont, d'après ce savant, très répandues chez les Basidiomycètes et les Ascomycètes. De son côté, Zopf figure des ponctuations analogues dans l'appareil conidien du *Thielavia basicola* (2). Rien n'indique si ces ponctuations sont perforées ou non.

Les observations d'Arthur Meyer sont plus complètes : il a reconnu l'existence de communications protoplasmiques dans les hyphes septées de l'*Hypomyces rosellus* ; les articles de ce Champignon possèdent de trois à cinq noyaux ; les cloisons sont traversées en leur milieu par un filament simple (3).

On a recherché l'origine des communications protoplasmiques, sans toutefois réussir à l'établir ; il a fallu jusqu'ici se contenter d'hypothèses. Russow pense qu'elles représentent les filaments protoplasmiques qui, lors de la division de la cellule, relient à l'anaphase les deux nouveaux noyaux. Kienitz-Gerloff a essayé de vérifier cette idée : il a pris comme sujet de recherches le gui (*Viscum album*) dont les cellules ont des noyaux très gros ; mais ses efforts ont été infructueux. De son côté, Poirault écrit : « Bien que je n'aie pu parvenir à suivre les filaments protoplasmiques depuis la phase du tonnelet jusqu'à la cellule adulte, il ne me parait pas possible d'admettre pour les communications une explication différente de celle proposée par M. Russow (4). »

Lorsqu'on veut rechercher l'origine des communications

(1) Strasburger : *Das Bot. Practicum*, 2e édition, Iéna, 1887, p. 127.

(2) Zopf : *Die Pilze* (Handbuch der Botanik, Bd. 4, 1890, p. 367).

(3) A. Meyer : *Das Vorkommen von plasmaverb. bei den Pilzen* (Ber. d. deutsch. Bot. Gesells., Bd. XIX, 1896, p. 280).

(4) Poirault : *Loc. cit.*, p.

protoplasmiques, il est nécessaire d'établir au moins deux cas nettement différents.

1° Le noyau se divise en même temps que la cellule qui le contient ; les fils achromatiques se multiplient par division ; le diamètre du fuseau augmente ; une plaque cellulaire se forme ; c'est à ce premier cas que s'applique l'hypothèse de Russow ; mais il ne paraît pas que les nouvelles observations de Strasburger sur la formation de la membrane après la mitose, viennent confirmer cette manière de voir.

2° Les cloisons se forment sans intervention directe des noyaux ; il en est ainsi chez les Champignons ; où les articles contiennent en général plusieurs éléments nucléaires : la division du noyau et la formation de la nouvelle membrane sont indépendantes l'une de l'autre, alors même que la cellule est uninucléée (1).

Nous en avons rencontré un bon exemple dans le *Sphœrotheca Castagnei* au moment de la formation des conidies sur le conidiophore. « Pendant la division, une cloison se produit ; elle débute par un anneau qui gagne en épaisseur de la périphérie vers le centre, ainsi que l'a constaté Harper ; mais ce qu'il n'a pas vu et qui présente cependant un grand intérêt, c'est que les deux noyaux peuvent se trouver enfermés dans l'une des deux cellules ; la cloison de séparation n'offre plus qu'une large ponctuation (fig. 4, J). On voit alors l'un des noyaux s'engager par l'étroit passage en s'allongeant pour aller regagner son compartiment ; le nucléode précède la masse nucléaire, ou bien c'est l'inverse qui se produit (fig. 3, K) (2). »

L'origine des communications protoplasmiques dans ce second cas ne saurait faire aucun doute, qu'il s'agisse

(1) Harper : *Ueb. d. Verhalten d. Kerne bei d. Fruchten. einiger Ascomyceteen* (Jahrb. f. w. Botanik, Bd. XXIX, 1895, p. 665).

(2) P.-A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série, 1897).

de cellules à un seul noyau ou d'articles plurinucléés; la cloison débute par un anneau pariétal qui gagne en épaisseur, laissant au centre une perforation qui maintient la communication entre les deux protoplasmes ; le *Bactridium flavum*, à cause des grandes dimensions de ses conidies, permet d'étudier ce phénomène avec la plus grande facilité; c'est probablement le meilleur exemple connu à ce jour.

3° *Modifications pathologiques.*

Au cours de cette étude, nous avons rencontré certaines modifications d'ordre pathologique qui sont en relation étroite avec la présence de parasites.

Dans certaines conidies, les noyaux se réunissent en un ou plusieurs amas irréguliers; il y a un ou deux de ces amas par article; chacun d'eux peut comprendre une vingtaine de vésicules nucléaires pressées les unes contre les autres; elles ont une membrane beaucoup plus apparente qu'à l'état normal; le nucléole est également plus gros. Le cytoplasme, dans ces conidies, est assez régulièrement homogène (fig. 12, Pl. II).

Nous avons été quelque temps avant de découvrir la cause de ces modifications de la structure ordinaire ; nous avons fini par constater que les conidies en question présentent en quelques points de leur surface des états jeunes d'un parasite qu'il est nécessaire d'étudier sous ses divers aspects.

Ce parasite est un champignon dont le mycélium est constitué par des cellules trois ou quatre fois plus longues que larges ; elles ne possèdent qu'un seul noyau (fig. 13, Pl. II). Les filaments rampent d'abord à la surface des conidies; c'est à ce moment que l'on observe la formation des amas nucléaires ; puis le parasite pénètre à l'intérieur même des articles; son mycélium se nourrit du cytoplasme et finit par remplir la cavité tout entière : on rencontre alors assez fréquemment, au milieu des filaments du

Champignon, des spores rondes à membrane épaissie (fig. 14, Pl. II).

Lorsque ces spores sont nombreuses à l'intérienr des conidies du *Bactridium*, elles donnent à celles-ci l'aspect d'un sporange à plusieurs compartiments ; en effet, le mycélium parasite qui a donné naissance à ces spores est devenu invisible; rien n'indique alors leur origine étrangère.

Si l'on suit leur mode de formation, on voit qu'elles proviennent, à la façon des oïdies, d'une transformation des cellules du thalle parasite ; comme celles-ci, elles ne possèdent qu'un noyau; le cytoplasme qu'elles renferment est homogène et dense avec une ou deux vacuoles; la membrane est lisse, sans aspérités ou ornements d'aucune sorte ; malgré son épaisseur, elle ne paraît pas subdivisée en plusieurs couches distinctes.

Nous avons rencontré plusieurs aspects qui semblent indiquer un bourgeonnement possible des articles du thalle et même des spores (fig. 13, Pl. II).

Certains faits nous donnent à penser qu'une très grande humidité est nécessaire au développement de ce parasite ; dans les conidies saines, il n'existait aucune trace de bactéries, alors que dans les conidies attaquées, nous rencontrions presque toujours à la surface de la membrane des colonies nombreuses d'un Bacille à éléments courts qui s'était développé là abondamment.

Les renseignements qui précèdent ne permettent pas d'assigner à ce Champignon une place précise dans la classification ; sa structure l'éloigne des Champignons aquatiques les plus ordinaires, comme les Chytridiacées; nous le désignerons sous le nom d'*Oïdium Bactridii*, ce qui ne préjuge rien sur la place qu'il devra occuper dans la classification, lorsqu'on le connaîtra mieux, tout en rappelant certains détails de son organisation.

En résumé, dans ce travail, nous avons appelé plus particulièrement l'attention :

1° Sur la *structure granuleuse du cytoplasme* qui se montre fort nettement, surtout dans l'appareil conidien.

2° Sur la présence à certains moments, au sein du cytoplasme, de *corpuscules spéciaux analogues à ceux que nous avons déjà signalés dans la baside des Polypores, dans l'asque des Pézizes, dans l'oosphère des Saprolégniacées et des Péronosporacées*; en attendant que leur rôle soit connu, nous avons proposé de les grouper sous le nom de *cœnosphères*.

3° Sur les *communications protoplasmiques* qui existent dans le *Bactridium flavum*, entre les articles du thalle et ceux des conidies ; on ne saurait trouver d'exemple plus démonstratif.

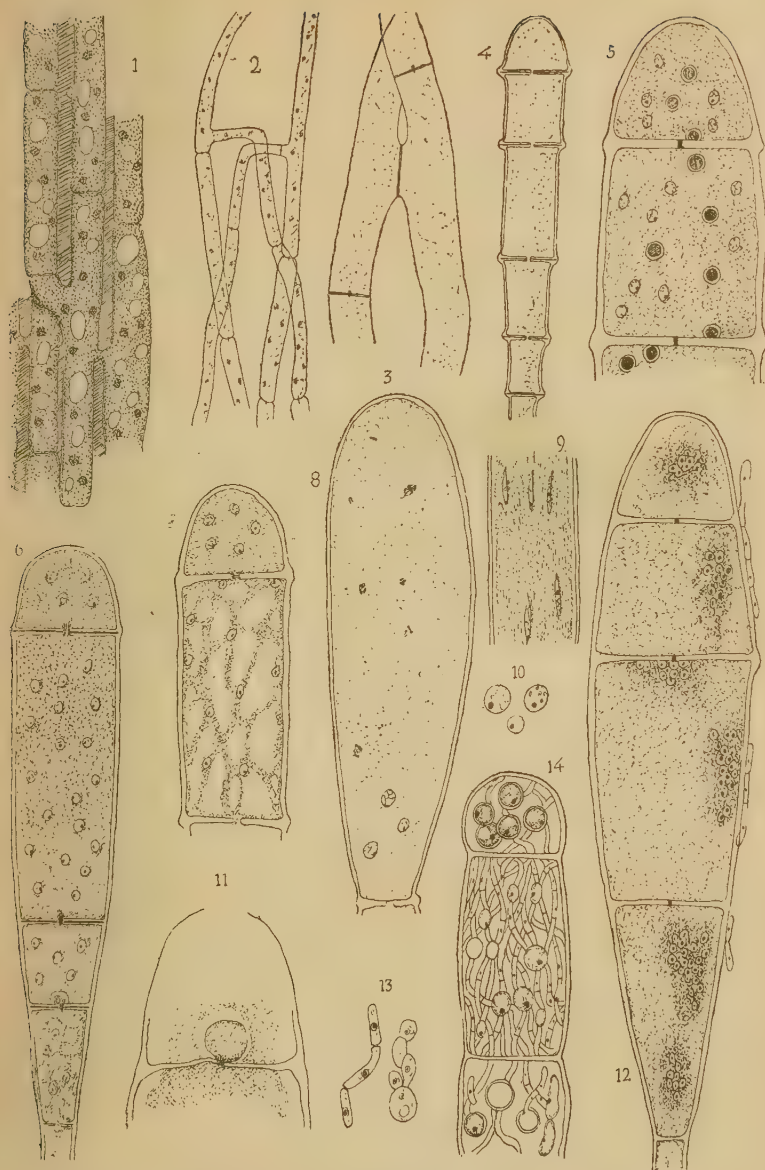
4° Sur des *modifications d'ordre pathologique* dues à l'action d'un parasite, l'*Oïdium Bactridii* sp. nov.

La structure du *Bactridium flavum*, le grand nombre des noyaux renfermés dans chaque article, permet de supposer qu'il s'agit du stade asexué d'un Ascomycète.

PLANCHE II

Le *Bactridium flavum*.

Fig. 1. — Mycélium développé à l'intérieur du bois pourri ; structure granuleuse.
Fig. 2. — Mycélium développé à la surface du support.
Fig. 3. — Une anastomose entre deux filaments.
Fig. 4. — Une conidie isolée.
Fig. 5. — Structure d'une conidie : noyaux et cœnosphères.
Fig. 6. — Conidie montrant les noyaux et les communications protoplasmiques.
Fig. 7. — Autre aspect d'une conidie.
Fig. 8. — Conidie non cloisonnée avec quelques noyaux en division.
Fig. 9. — Noyaux allongés suivant le sens du courant protoplasmique.
Fig. 10. — Aspect ordinaire des noyaux.
Fig. 11. — Passage du cytoplasme au travers des perforations.
Fig. 12. — Amas irréguliers de noyaux dans les articles d'une conidie attaquée par l'*Oïdium Bactridii* sp. nov.
Fig. 13. — Cellules isolées du parasite.
Fig. 14. — Conidie envahie par le parasite qui forme ses spores.



Structure et communications protoplasmiques chez le *Bactridium flavum*.

ÉTUDE DE LA KARYOKINÈSE

CHEZ L'AMŒBA HYALINA SP. NOV.

Par P.-A. DANGEARD

La plupart des auteurs qui se sont occupé de la division du noyau chez les amibes ont décrit une division directe ; cette division, loin de se faire suivant un mode uniforme, comme on aurait pu s'y attendre pour un groupe d'apparence aussi homogène, présente avec les diverses espèces étudiées des différences notables.

Personne n'a songé, il semble, à envisager l'importance de ce fait ; on a cherché plutôt à contester l'existence de ces différences en les attribuant à des erreurs d'observation ; c'est une opinion qui désormais ne pourra plus être soutenue, car nous allons retrouver dans la karyokinèse des différences analogues.

Jusqu'ici, un seul observateur a réussi à obtenir quelques stades intéressants de la karyokinèse dans l'*Amœba binucleata* Grub. (1) ; nos propres observations sur une autre espèce nous ont permis de mettre hors de doute l'existence d'une division indirecte du noyau chez les amibes, et comme notre description ne correspond que d'assez loin à celle de Schaudinn, il faut en conclure que

(1) Schaudinn : *Sprach über die Theilung von Amœba binucleata* Gr. (Sitz. d. Gesellsch. Naturf. Freunde, Berlin, 18 juin 1895, p. 130-141).

la karyokinèse, de même que la division directe, se produit chez ces êtres, suivant des modes différents.

La division directe a été étudiée la première ; c'est tout d'abord Greef qui la signale chez son *Amœba brevipes*: il décrit une division du corps accompagnée par une simple bipartition du noyau non modifié (1) ; cette observation

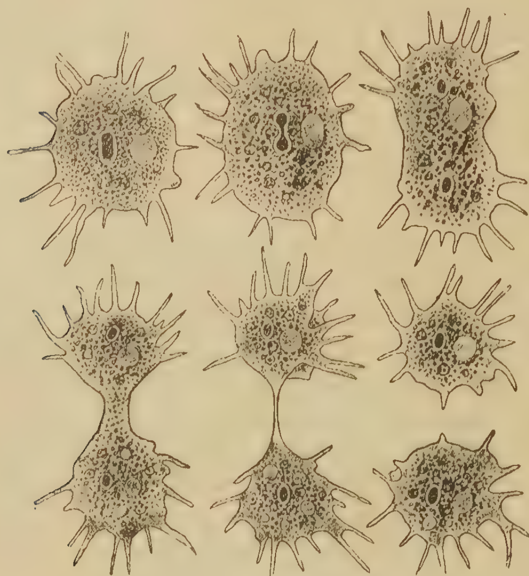


Fig. 1. — *Amœba polypodia.*

est généralement mise en doute (2); puis viennent les belles recherches de Schultze sur la division du noyau de l'*Amœba polypodia* (3) ; elles sont devenues classiques. Le nucléole sphérique est entouré d'une auréole claire ; il s'étire dès le début de la division, devient ovale puis prend la forme d'une haltère dont les deux extrémités

(1) Greef : *Ueber Erdamœben* (Archiv. mik. Anat. II, p. 321).

(2) Butschli : « *Protozoa* » in Bronn's Classen u. Ordn. 1880-82, p. 135.

(3) Schultze : *Rhizopodenstudien* (Arch. f. Mikr. Anat., II, 1875).

s'éloignent l'une de l'autre et se séparent ; les beaux dessins qui accompagnent le mémoire de Schultze se trouvent dans tous les traités généraux de zoologie et d'anatomie comparée : ce mode de division a été choisi comme le type de la division directe ou amitose (fig. 1 du texte).

Il ne faut pas oublier toutefois que ces recherches avaient été effectuées sur le vivant et qu'il aurait très bien pu se faire que l'emploi des colorants modifiât cette description ; la confirmation de ces résultats est venue de divers côtés (1); c'est surtout Schaudinn qui a le mérite d'avoir donné une démonstration complète : il s'est proposé, en effet, spécialement, de montrer, en employant toutes les ressources de la technique moderne, l'exactitude des observations de Schultze (2).

Les recherches de Schaudinn ont porté sur l'*Amœba cristalligera* Grub., espèce rencontrée en abondance dans l'aquarium d'eau de mer de la station zoologique de Rovigo. Le protoplasme de l'amibe ne se laisse point différencier en ectoplasme et endoplasme ; il paraît granuleux jusqu'au bord, mais ce n'est là en réalité qu'une apparence due à une fine vacuolisation au sens de Butschli; à l'intérieur des vacuoles se trouvent des inclusions cristallines, d'où le nom de l'espèce déjà étudiée par Mœbius (3).

La structure du noyau est caractéristique ; à son intérieur, se trouve un nucléole sphérique, très réfringent, mais peu sensible aux réactifs colorants; il est entouré par une zone étroite autour de laquelle la substance nu-

(1) Frenzel : *Ueber Bedeutung d. amitotischen* (directen) *Kerntheilung* (Biol. Central. II, 1891, p. 564. — Bütschli : *Ueber den Bau der Bacterien und verw. Organismen.* Leipzig, 1890, p. 28.

(2) Schaudinn : *Ueber Kerntheilung mit nachfolgender Korpertheilung bei Amœba cristalligera* (Sitz. d. K. Preuss. Akad. der Wissenschaften zu Berlin, 2e série, vol. II, 1894, p. 1029-36).

(3) Mœbius : *Bruchst. einer Rhizopodenfauna der Kieler Bucht* (Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1888, t. V, p. 26).

cléaire forme un anneau très colorable de chromatine; ces diverses parties du noyau sont alvéolaires, comme le cytoplasme ; la chromatine se trouve dans les mailles de la substance nucléaire à l'état de granulations; aucune trace de membrane n'existe (fig. 2 du texte).

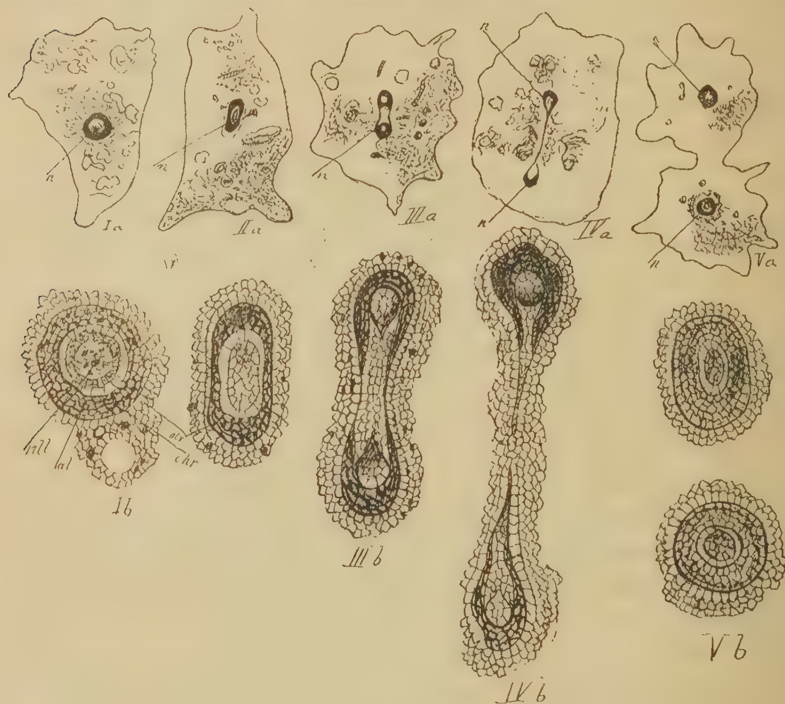


Fig. 2. — *Amœba cristalligera.*

La division, observée sur le vivant, n'offre aucun intérêt, car le noyau se présente alors sous l'aspect d'une simple vésicule sans structure ; il est intéressant toutefois de remarquer que le phénomène tout entier dure à peine une minute ; la division du corps ne suit pas toujours immédiatement.

Nous avons reproduit, fig. 2, d'après Schaudinn, les

divers stades de la division du noyau ; on y voit clairement comment se comportent le nucléole et la substance nucléaire chargée de chromatine ; aucun doute n'est possible ; il s'agit bien là d'un cas d'amitose ou division directe (fig. 2, I-V*b*).

Remarquons, car la chose a son importance, que dans les observations de Schultze, comme dans celles de Schaudinn, les diverses parties du noyau se comportent comme le cytoplasme lui-même, lors de la division du corps ; il y a *traction* en sens opposé des deux moitiés qui constitueront les noyaux-filles ; la substance nucléaire et le nucléole possèdent donc une activité propre : rien que cette constatation aurait dû mettre en garde contre le rôle attribué aux sphères attractives dans la karyokinèse.

A côté de ces cas d'*amitose par étirement* nous placerons d'autres cas d'*amitose par cloisonnement*.

C'est à Grüber qu'il faut attribuer le mérite des premières observations sur ce second mode d'amitose. Ce savant a vu chez l'*Amœba proteus* le nucléole du noyau se séparer en deux parties égales entre lesquelles une nouvelle membrane se forme ; c'est suivant cette membrane que se produit la séparation des noyaux-filles (1). Brandt exprime l'avis qu'il n'y a pas lieu de prendre en considération les résultats annoncés par Grüber : le véritable noyau est, d'après lui, une sphère réfringente homogène ; les formations étudiées par Grüber ne sauraient être qu'un noyau secondaire, un corpuscule végétatif ou un parasite (2),

Grüber lui-même, dans un nouveau travail, regarde la karyokinèse comme le mode normal de division du noyau

(1) Grüber : *Ueber Kerntheilungsvorgange bei einigen Protozoen* (Zeitschr. f. wiss. Zool. 38, 1883, p. 372-391).

(2) Brandt : *Kerntheilungsvorgänge bei einigen Protozoen* (Biol. Centr., Bd. III, 1882, p. 389-395).

des Amibes, sans d'ailleurs apporter de preuves à l'appui de cette opinion (1).

Il faut arriver à nos recherches sur le genre nouveau *Sappinia* (2) pour constater d'une manière indiscutable l'existence d'amitose par cloisonnement.

Dans le *Sappinia pedata*, le noyau comprend une membrane nucléaire à double contour très nette et une masse chromatique arrondie séparée de la membrane par un petit espace incolore (fig. 3, A). Le plus souvent, le noyau est en division ; il a pris la forme ellipsoïdale ; la masse chromatique s'est simplement séparée en deux moitiés entre lesquelles une cloison mince se forme (fig. 3 du texte, B, C, F) ; cette cloison se dédouble lorsque les deux nouveaux noyaux s'éloignent l'un de l'autre (fig. 3, D, L) ; quelquefois, mais cela n'a rien de général, chaque masse chromatique présente au centre une petite vacuole.

Il est donc bien établi qu'à côté de la division *directe par étirement*, il en existe une autre *par cloisonnement* ; si nous proposons ces expressions pour caractériser les deux modes de division directe du noyau, c'est parce que nous y trouvons une très grande analogie avec ce qui se passe dans la cellule pour le cytoplasme. S'il s'agit d'une amibe, en effet, le cytoplasme, pour former deux nouveaux individus, effectue des tractions en sens opposé, et les deux moitiés se séparent par étirement; s'il s'agit d'une cellule située au sein des tissus, on n'observe plus de tractions ni de mouvements semblables dans le cytoplasme, et la séparation des deux nouvelles cellules a lieu par formation d'une cloison.

La division directe du noyau par étirement, qui est très

(1) Grüber : *Amœbenstudien* (Berichte der Naturfors ch. Gesellsch. in Freiburg, 1894, p. 25-34).

(2) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des Acrasiées* (Le Botaniste, 5e série, juillet 1896).

probablement le mode primitif, nous conduit presque insensiblement à la karyokinèse.

Avant d'exposer nos propres observations, nous devons citer celles de Schaudinn (1); elles ont porté sur une amibe possédant normalement deux noyaux et

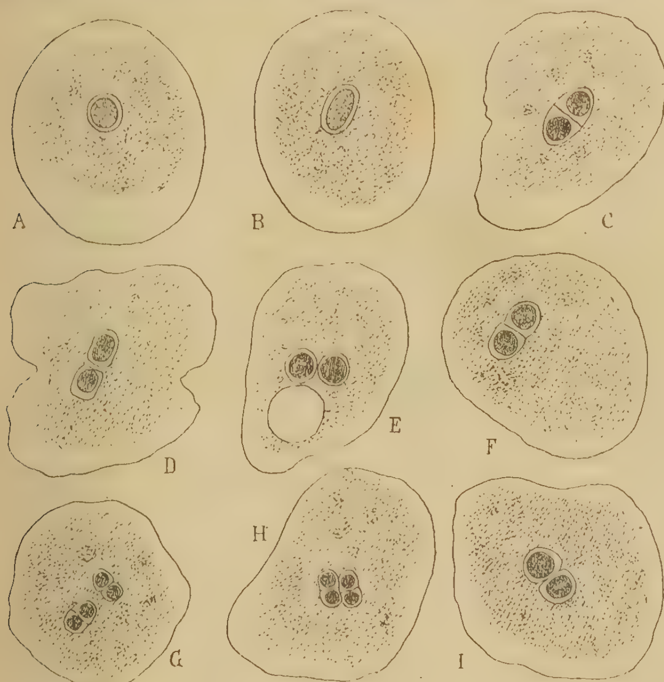


FIG. 3. — Structure et division du noyau du *Sappinia pedata*.

décrite par Grüber sous le nom d'*Amœba binucleata* (fig. 4 du texte).

Le cytoplasme renferme diverses inclusions, dont deux surtout sont intéressantes : il y a tout d'abord une algue

(1) Schaudinn : *Sprach überdie Theilung von Amœba binucleata* Gr. (Sitz. d. Gesellsch. Naturf. Freunde, Berlin, 18 juin 1895, p. 130-141).

verte unicellulaire qui semble vivre là en symbiose : puis on y trouve également des filaments mycéliens *cloisonnés* de longueur variable, mais de diamètre égal partout ; ils

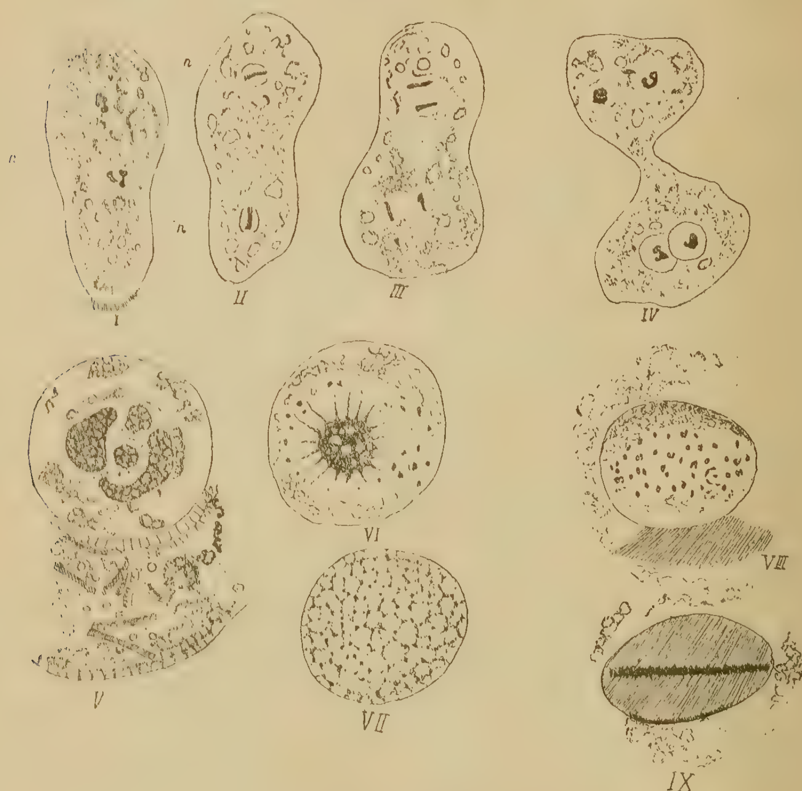


Fig. 4. — *Amœba binucleata.*

sont souvent abondants et enchevêtrés les uns dans les autres ; ce Champignon, d'après Grüber et Schaudinn, serait un commensal, au même titre que l'algue.

A la surface de l'amibe, on distingue une couche mince, hyaline, qu'on peut regarder comme l'ectoplasme ; elle

paraît homogène à un faible grossissement, mais sa structure est en réalité alvéolaire, comme celle de l'endoplasme.

Tous les individus de cette espèce possèdent deux noyaux dont le diamètre oscille entre 0,02 et 0,04 : leur position dans le cytoplasme n'a rien de fixe ; ces noyaux sont entourés d'une épaisse membrane ; la cavité du noyau, limitée par cette membrane, renferme un suc nucléaire clair, très réfringent, au centre duquel se trouvent plusieurs amas de chromatine ; la forme, la grosseur et le nombre de ces derniers sont des plus variables (fig. 4, v).

Le premier indice de la division consiste dans une fragmentation de la chromatine ; celle-ci se disperse dans tout l'intérieur de la cavité nucléaire (fig. 4, vi, vii) sous forme de plusieurs centaines de granulations qui sont sensiblement de grosseur égale. En même temps, le noyau, qui était sphérique, s'aplatit quelque peu ; aux deux pôles surbaissés, le cytoplasme s'amasse en forme de calotte sans structure, alors que la membrane nucléaire s'épaissit en deux sortes de plaques polaires : ces formations, qui ressemblent à celles que l'on a signalées chez l'*Actinosphærium* (1), seraient destinées à remplacer les centrosomes et leurs radiations. Les grains de chromatine (fig. 4, viii) se rassemblent et se disposent en plaque équatoriale, et le fuseau est constitué ; ces divers changements que l'on peut suivre sur le vivant exigent 25 minutes environ. Les deux moitiés de la plaque équatoriale se séparent lentement et s'éloignent l'une de l'autre.

Schaudinn a vu que, dans le noyau au repos, le suc nucléaire et les amas de chromatine possédaient la struc-

(1) B. Hertwig : *Die Kerntheilung von Actinosphærium eichhorni*. Iéna, 1884, p. 16. — Brauer : *Ueber die Encystirung von Actinosphærium eichhorni* (Zeit. f. wis. Zool., 1894, Bd. LVIII, p. 207-208).

ture alvéolaire, comme le cytoplasme ; mais il n'a pu malheureusement observer sur des exemplaires fixés que de très rares stades de la karyokinèse ; toutefois, il a reconnu que les chromosomes se divisaient un peu avant de se disposer en plaque équatoriale ; il a remarqué également une fine striation du fuseau s'étendant de la plaque équatoriale aux plaques polaires ; on ne distingue pas de véritables fils achromatiques.

La division marche de front dans les deux noyaux de cette amibe et les divers stades de la karyokinèse se correspondent exactement de l'un à l'autre (fig. 4 du texte).

Si l'on sectionne une amibe en deux moitiés renfermant chacune un noyau, ces parties continuent de vivre pendant deux jours, mais elles ne se divisent plus et n'absorbent aucun aliment ; si deux moitiés uninucléées se retrouvent au contact, elles ne se réunissent point en un seul individu.

Tels sont les résultats les plus importants contenus dans le mémoire de Schaudinn : nous exposerons maintenant nos propres observations.

*Etude de l'*Amœba hyalina *Sp. nov.*

L'amibe que nous étudions ici n'a pas été observée à l'état vivant ; elle s'est trouvée fixée en assez grande quantité avec des algues inférieures que nous avions gardées quelques jours en culture : le réactif fixateur était l'alcool absolu et le liquide de Flemming ; leur action, dans la circonstance, a donné les meilleurs résultats, car, d'une part, la forme générale du corps et celle des pseudopodes se trouvaient conservées, et d'autre part les colorations ordinaires réussissaient très bien.

Les amibes ont été examinées directement, sans inclusion préalable dans la parafine ; pour les colorations et le

montage des objets, nous avons procédé comme pour les Chlamydomonadinées ; chaque préparation renfermait une vingtaine d'amibes ; nous avons dessiné à la chambre claire les divers stades qui se succèdent depuis l'état de repos jusqu'à l'état de division ; c'est ainsi que nous avons pu déterminer les caractères de la karyokinèse dans cette espèce ; mais nous avons été fort embarrassé lorsqu'il s'est agi de lui donner un nom.

Rien n'est plus difficile, en effet, que de déterminer une amibe. Les travaux de Claparède et Lachmann, l'ouvrage de Dujardin, celui de Butschli ne peuvent être de quelque utilité que pour un nombre restreint d'espèces. Maggi a donné, il est vrai, un intéressant résumé s'appliquant aux espèces étudiées jusqu'en 1876 (1) ; le nombre de celles-ci, qui s'élevait approximativement à 44, est réduit à 28. Il faut arriver cependant aux recherches de Grüber pour constater un progrès sensible dans la classification des amibes (2). Ce savant a montré que dans la détermination des espèces, il fallait tenir compte de la *grosseur relative du corps*, de la *consistance du protoplasma*, de la *forme des pseudopodes*, des *inclusions diverses*, *granules*, *cristaux*, *vacuoles*, etc., et aussi du *nombre*, de la *grosseur* et de la *structure des noyaux* : Grüber a réussi de la sorte à mieux caractériser certaines espèces connues et il a pu en créer de nouvelles.

Notre espèce se rapproche un peu de l'*Amœba lucida* ; dans celle-ci, le noyau présente un amas central formé de granulations chromatiques, ce qui rappelle la fragmentation du nucléole que nous allons décrire plus loin ; mais cette structure du noyau qui est donnée par Grüber comme

(1) Maggi : *Studi anatomo-fisiologici intorno alle Amibe* (Atti della Soc. ital. di scienze naturali. Vol. XIX, 1876).

(2) Grüber : *Studien über Amöben* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885, p. 186).

normale, n'existe dans notre espèce qu'au moment de la prophase ; en dehors de cette période, le nucléole possède une structure homogène; d'un autre côté, les dimensions du corps sont plus faibles, les pseudopodes moins nombreux et plus effilés, les vacuoles plus larges ; aussi croyons-nous être autorisé à désigner cette espèce sous le nom d'*Amœba hyalina* Sp. nov. : examinons maintenant les principaux caractères qu'elle présente.

1° Le cytoplasme.

Le corps est une gouttelette de protoplasme qui s'aplatit, s'allonge et se déforme de façon variable pendant la locomotion ; les pseudopodes se sont montrés dans nos préparations comme des lobes courts et larges, peu nombreux, ou encore sous forme de prolongements digitiformes.

On distingue le plus souvent avec netteté l'ectoplasme et l'endoplasme comme dans beaucoup d'espèces d'amibes : l'ectoplasme est la couche superficielle qui se prolonge dans les pseudopodes : elle est formée d'une substance homogène et achromatique ; l'endoplasme est constitué par un cytoplasme chromatique qui est granuleux ou finement réticulé. Ajoutons qu'à ce cytoplasme chromatique se trouve mélangé en quantité variable un protoplasma incolore semblable à celui de l'ectoplasme (Pl. III).

Schaudinn attribue une structure vacuolaire à l'ectoplasme de l'*Amœba binucleata ;* l'endoplasme est également vacuolaire d'après lui et ne diffère de l'ectoplasme que par la présence de diverses sphérules et granulations dont quelques-unes tout au moins sont de nature oléagineuse.

Il ne faut pas accorder une trop grande importance à ces différences ; nous avons établi, en effet, dans un précé-

dent travail (1) les nombreuses modifications de structure du protoplasme, et il s'agit ici de faits du même ordre.

Nous pouvons considérer dans l'*Amœba hyalina* le protoplasme général comme étant composé de deux parties, l'une achromatique et homogène, plus spécialement chargée des mouvements, et l'autre, chromatique, chargée des phénomènes nutritifs ; celle-ci est naturellement beaucoup plus variable comme structure, puisque c'est à son intérieur que s'effectuent les phénomènes d'assimilation.

L'endoplasme renferme des vacuoles au nombre de trois, quatre ou davantage (fig. 1-2, Pl. III) : elles sont larges, quelquefois irrégulières : les unes renferment des particules nutritives représentées généralement par de petites algues unicellulaires comme les *Chlamydomonas* ; les autres ont un contenu incolore. Qu'il s'agisse des vacuoles digestives ou des vacuoles ordinaires, on observe deux états extrêmes reliés entre eux par de nombreux intermédiaires. Ainsi, tandis que les unes ont un contour net, les autres ont une limite mal définie : leur contenu ressemble au cytoplasme achromatique, et cependant ces dernières vacuoles peuvent renfermer comme les autres des particules nutritives.

2° Le noyau.

Le noyau est en général situé dans le cytoplasme chromatique : mais il y a des exceptions; plusieurs fois, il se trouvait nettement dans le cytoplasme incolore ; dans ce cas, on pouvait quelquefois apercevoir de nombreuses stries rayonnantes, assez longues : elles sont achromatiques comme le cytoplasme qui les renferme ; elles ne s'en

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule* (Le Botaniste, 6e série, février 1899, p. 165).

distinguent que par une plus grande réfringence (fig. 6, Pl. III).

La présence de ces stries autour du noyau n'est pas sans intérêt : ces stries ressemblent tout à fait à celles qui, dans la karyokinèse ordinaire, occupent les pôles du fuseau ; nous y reviendrons plus loin en examinant les principaux résultats de ce travail.

Le noyau lui-même comprend une grosse masse sphérique centrale que l'on peut considérer au moins provisoirement comme un nucléole (fig. 1-4, Pl. III). Tout autour, se trouve une zone de substance nucléaire de largeur variable ; le nucléole est homogène et très chromatique; la zone nucléaire ne paraît pas limitée par une membrane : elle est souvent homogène et incolore ; cependant, tout à fait à la surface, on observe quelquefois une bande chromatique qui est d'épaisseur inégale (fig. 6, Pl. III).

Nous avons rencontré deux fois une amibe qui renfermait deux noyaux ordinaires (fig. 5, Pl. III); on sait que l'*Amœba binucleata* est précisément caractérisée par la présence constante de deux noyaux : dans notre espèce, cette particularité n'est qu'à l'état d'exception très rare, puisque tous les autres individus que nous avons examinés ne possédaient qu'un noyau.

La structure du noyau que nous venons de décrire dans l'*Amœba hyalina* est très simple ; elle correspond assez exactement à celle que l'on rencontre dans beaucoup d'organismes inférieurs (Rhizopodes, Flagellés, Champignons, Algues) ; mais il est bon de remarquer qu'il existe à cet égard dans le groupe même des amibes de nombreuses variations, comme si la nature s'était essayée avant d'adopter un type uniforme ; on s'en rendra compte facilement en consultant l'ouvrage de Grüber. Il serait à désirer que l'on connût mieux encore ces diverses sortes de noyaux ; le mode de division particulier à chacun d'eux serait fort intéressant à déterminer. Pour notre part, nous

allons essayer de décrire avec le plus d'exactitude possible les phénomènes de mitose offerts par le noyau de l'*Amœba hyalina*.

LA KARYOKINÈSE.

La prophase comprend, nous le savons : a) *Différenciation des chromosomes*; b) *Formation du fuseau ;* c) *Groupement des chromosomes en plaque équatoriale ;* ces stades existent dans l'*Amœba hyalina*.

a) Le mode de différenciation des chromosomes offre ici un intérêt capital ; il soulève des questions de la plus haute importance en histologie : permanence et individualité des chromosomes, rôle de ces éléments dans le fonctionnement de la cellule et dans les phénomènes d'hérédité ; la science, sur ces différents points, n'est pas aussi avancée qu'on le croit généralement ; la plus petite observation faite sur un organisme inférieur peut, à un moment donné, renverser les théories les plus brillantes ; il faut donc beaucoup de prudence dans l'appréciation des faits.

Le noyau qui va entrer en division est en général plus gros que le noyau à l'état de repos ; dans ce dernier, la zone nucléaire qui entoure le nucléole est homogène et achromatique ; or, certains noyaux possèdent une bande chromatique irrégulière, de largeur variable, qui en occupe la surface ; lorsque sa présence est liée à des modifications qui se produisent dans le nucléole, on peut y voir le début de la prophase (fig. 10, Pl. III).

D'ordinaire, dans la karyokinèse, les chromosomes se différencient dans le nucléoplasme sous forme d'un cordon nucléaire qui se segmente ensuite ; chez l'amibe, on ne voit rien de pareil, la zone de nucléoplasme reste homogène ; sa sensibilité aux réactifs colorants seule se modifie ; elle devient plus grande, et ce changement

correspond à une diminution de la chromatine du nucléole.

Le nucléole subit une série de modifications difficiles à interpréter ; on le voit se creuser au centre d'une sorte de vacuole qui s'élargit, ne laissant qu'un anneau chromatique complet ou incomplet ; cet anneau lui-même se fragmente en grains chromatiques ; ceux-ci sont de grosseur variable ; d'abord orientés en cercle, ils se disposent ensuite irrégulièrement au milieu de la substance du noyau. Le nombre des granulations est loin d'être le même partout ; il varie de quatre à quinze environ ; on en voit plus souvent une dizaine (fig. 9, 20, Pl. III).

Il est bien établi que le nucléole se fragmente, au moment de la division, en granulations chromatiques plus ou moins nombreuses.

Nous n'hésitons pas à penser que ce sont ces grains nucléolaires qui donnent naissance aux chromosomes que nous trouvons au stade de la plaque équatoriale. Ce qui nous confirme dans cette opinion, c'est que Schaudinn a constaté que dans l'*Amœba binucleata*, les chromosomes prenaient naissance par fragmentation d'un ou plusieurs amas de chromatine occupant le centre du noyau ; or, il est évident que ces amas correspondent au nucléole de notre espèce.

Cette interprétation n'est pas sans soulever des difficultés dont nous sommes loin de méconnaître l'importance.

Tout d'abord, on peut objecter que le nombre des grains nucléolaires n'est pas constant et que leur grosseur est variable ; il est certain que si le nucléole donne, comme nous le pensons, naissance aux chromosomes, ce ne peut être que par une série d'approximations successives. Il est d'autre part indiscutable que toute la substance du nucléole n'est pas utilisée dans la formation des chromosomes ; la masse totale de chromatine renfermée

par ces derniers est bien inférieure, en effet, à celle du nucléole tout entier ; une partie de la chromatine du nucléole est dissoute et se mélange au nucléoplasme.

Ainsi donc, dans l'amibe, la chromatine du nucléole semble jouer un double rôle.

1° Une partie de cette chromatine, en se mélangeant au nucléoplasme, lui communique une certaine chromatophilie et détermine la formation du fuseau nucléaire.

Ceci est en accord avec ce que nous avons dit, dans un mémoire précédent, du nucléole des Euglènes : « Le nucléole des Euglènes est un élément vivant qui, à un certain moment, provoque la division du noyau ; on peut s'en rendre compte parce qu'il ne cesse pas d'être visible pendant la karyokinèse. Il est assez naturel de supposer, on en conviendra, que, dans les fuseaux achromatiques ordinaires, la substance du nucléole joue un rôle analogue, bien qu'elle se mélange intimement à du nucléoplasme ou à du cytoplasme (1) ».

2° D'autre part, nous avons vu, dans l'amibe, une fragmentation du nucléole qui, selon toute vraisemblance, donne naissance aux chromosomes.

On peut dire que les opinions les plus contradictoires ont été émises au sujet de l'origine du nucléole, de son rôle, de sa manière d'être, et nous n'avons point l'intention de les exposer ici ; ceux que la chose intéresse, peuvent se reporter aux travaux de Went (2), Zimmermann (3), Kars-

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées*, loc. cit., p. 214.

(2) Went : *Beobacht. über Kerne und Zellth.* (Berichte der deutsch. Bot. Gesellsch. Bd. V, p. 247-251).

(3) Zimmerman : *Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen, Zellkernes*, Iéna, 1896.

ten (1), Strasburger (2), O. Hertwig (3), Brauer (4), Balbiani (5), Carnoy et Lebrun (6), etc.; par contre, il nous importe de rechercher si d'autres auteurs ont vu les chromosomes prendre naissance aux dépens du nucléole.

En première ligne, nous citerons les observations de Schaudinn sur l'*Amœba binucleata* (7); il est évident que les amas chromatiques dont il parle correspondent exactement au nucléole de notre espèce; or, ce savant pense que les chromosomes sont des fragments de ces masses chromatiques.

En second lieu, nous avons les conclusions bien intéressantes et surtout très inattendues de Carnoy et Lebrun (8). Nous y voyons que les nucléoles de l'œuf des Urodèles donnent naissance à des filaments uniformes et réguliers; ces derniers ne tardent pas à se désagréger et tombent en sphérules et granules minuscules, encore entremêlés le plus souvent de tronçons irréguliers de filaments. Pendant l'élaboration du fuseau et des asters, les produits nucléolaires : filaments, sphérules et granules, se concentrent et se fusionnent de manière à amener la formation des douze chromosomes définitifs. Ce phénomène présente deux modalités différentes : parfois,

(1) Karsten : *Die Beziehungen der Nucleolen zu den Centrosomen bei Psilotum triquetrum* (Ber. d. deutsch. bot. Gesel., Bd. XI, 1894).

(2) Strasburger : *Ueber Cytoplasm.* (Jahrb. f. w. Bot., Bd. XXX, p. 378).

(3) O. Hertwig : *La cellule*, édit. française.

(4) Brauer : *Zur Kenntnis der Spermatogenese von Ascaris megalocephala* (Archiv. f. Mikr. Anat., 1893, Bd. 42).

(5) Balbiani : *Sur la structure et la division du noyau chez le Spirochona gemmipara* (Ann. de microgr., 1895).

(6) Carnoy et Lebrun : *La fécondation chez l'Ascaris megalocephala* (La Cellule, t. XIII, 1897).

(7) Schaudinn : *Loc. cit.*

(8) Carnoy et Lebrun : *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens* (La Cellule, t. XVI, 2e fascicule, mars 1899).

les produits nucléolaires, en se fusionnant graduellement, forment directement les chromosomes ; parfois, il se fusionnent d'abord en une masse unique qui se scinde à diverses reprises pour amener la formation des douze blocs définitifs.

Ces auteurs en arrivent à dire que les chromosomes constituent des entités morphologiques nouvelles, élaborées de toutes pièces, au moment même de la cinèse, à l'aide des *produits nucléolaires* (1).

Nous ne voulons pas nous prononcer pour l'instant sur la question fort délicate de la permanence des chromosomes dans le noyau, à travers toutes les divisions ; nous constaterons simplement que le rôle attribué par nous au nucléole des amibes n'a rien dans ces conditions que de très vraisemblable.

La question est appelée d'ailleurs à prendre un grand développement, car le type de structure nucléaire rencontré dans l'*Amœba hyalina* se retrouve chez nombre d'organismes inférieurs, et en particulier chez les Champignons.

Il y a déjà une dizaine d'années que nous avons signalé cette structure du noyau dans beaucoup de Siphomycètes (2); mais un certain nombre d'auteurs se sont refusé à voir un nucléole dans le corpuscule central.

Ainsi, Humphrey admet que ce prétendu nucléole correspond aux corps chromatiques des noyaux plus élevés en organisation, et il le désigne en conséquence sous le nom de « chromatin-masses » (3).

Hartog émet une opinion analogue sur le noyau des *Saprolegnieæ* ; ce noyau renferme, dit-il, une masse centrale de nucléine ou chromatine, qu'il s'abstient inten-

(1) Carnoy et Lebrun : *Loc. cit.*, p. 383.

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série, p. 63-149).

(3) Humphrey : *The Saprolegniaceæ of the United States*, 1892, p. 68.

tionnellement d'appeler nucléole ; c'est cette masse qui, à la prophase, se sépare en quatre segments chromatiques ou chromosomes (1).

Trow adopte dans un premier travail l'opinion d'Humphrey et d'Hartog ; pour lui, l'élément que j'ai considéré comme un nucléole n'est autre chose qu'un chromosome ; sa substance est spongieuse ; lors de la division directe du noyau dans la germination des zoospores, le chromosome subirait un simple étranglement, à la suite duquel une nouvelle membrane, apparaissant à l'équateur du noyau, séparerait les deux noyaux-filles (2).

Dans un second mémoire, Trow modifie ses conclusions premières (3) ; ainsi le corpuscule central n'est plus pour lui un chromosome ; ce n'est pas davantage un nucléole ; il renferme à la fois de la chromatine et de la substance nucléolaire ; il ressemblerait au nucléole des *Spirogyra* étudié par Mitzkewitsch. Cette fois, Trow signale une division indirecte du noyau dans l'oogone et l'anthéridie, ainsi que dans l'oospore en germination ; dans les premiers organes, le nombre des chromosomes est de quatre ; il est de huit dans les noyaux de l'oogone ; aucune relation directe n'est signalée entre le corpuscule central et les chromosomes ; ceux-ci prendraient naissance, comme dans la karyokinèse ordinaire, aux dépens d'un filament nucléaire ; les figures de l'auteur, à ce sujet, sont peu démonstratives ; elles sembleraient plutôt indiquer la formation du nucléole aux dépens des chromosomes, lors de la séparation des noyaux-filles.

(1) M. Hartog : *On the cytology of the vegetative and reproductive organs of the Saprolegnieæ* (Transactions of the royal Irish Academy, v. XXX, part. XVII, 1895, p. 664, 667).

(2) Trow : *The Kariology of Saprolegnia* (Annals of Botany, v. IX, décembre 1895, p. 622-624).

(3) Trow : *Observations on the Biology and Cytology of a new variety of Achlya americana* (Annals of Botany, vol. XIII, march 1899, p. 152, 155).

On ne saurait passer sous silence ici la façon dont se comporte le nucléole du noyau des Levures, d'après Wager, bien qu'à notre avis, les résultats avancés par ce savant aient besoin d'être vérifiés et contrôlés (1).

Lors du bourgeonnement, le nucléole se divise en deux parties égales, comme dans une division directe, ce qui, en somme, confirme nos propres observations (2) ; mais, lors de la formation des spores, la chromatine, disséminée dans le cytoplasme, est absorbée plus ou moins complètement par le nucléole ; celui-ci s'allonge en forme d'une haltère ; dans sa masse apparaissent des granulations très chromatiques (chromosomes ?) ; le tout est enveloppé d'une substance moins colorable qui réunit quelque temps encore les deux nucléoles-filles.

Il ressort de ces divers mémoires que chez un certain nombre de Champignons, le nucléole a des relations étroites avec les chromosomes ; on ne saurait encore affirmer, il est vrai, une parenté directe entre ces deux éléments, mais la chose est pourtant probable.

Nous arrivons à la même conclusion en ce qui concerne le noyau des *Spirogyra* (3). Certains auteurs, comme Meunier, n'ont pas hésité à faire provenir directement les chromosomes du nucléole filamenteux de ces algues ; malheureusement, les avis sont encore partagés, ainsi qu'on peut le constater en lisant les deux mémoires les plus récents publiés sur ce sujet, celui de Wisseling (4) et celui de Mitzkewitsch (5).

(1) Wager : *The nucleus of the Yeast-Plant* (Annals of Botany, vol. XII, décembre 1898).

(2) P.-A. Dangeard : *La structure des Levures et leur développement* (Le Botaniste, 1894, p. 282).

(3) Consulter Zimmermann : *Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes*, Iéna, 1896, p. 152.

(4) Wisseling : *Ueber den Nucleolus von Spirogyra* (Bot. Zeit. 1898, p. 195).

(5) Mitzkewitsch : *Ueber die Kerntheilung bei Spirogyra* (Flora, Bd. 85, Heft 2).

En résumé, nous dirons que, chez l'*Amœba hyalina*, le nucléole renferme la chromatine des chromosomes ; nous ajouterons que cette propriété semble s'être conservée chez un certain nombre de Champignons et d'Algues ; ces chromosomes sont mis en liberté ou s'organisent au moment de la karyokinèse.

b) La *formation du fuseau* est des plus simples : le clasileucite ne comprend, en effet, que du nucléoplasme ; ce dernier a augmenté de volume et il est devenu assez fortement chromatique ; cette propriété lui vient du nucléole dont une partie s'est dissoute et mélangée avec sa masse (fig. 12, 20, Pl. III).

Le nucléoplasme ainsi modifié prend un contour elliptique, et le fuseau se trouve ainsi constitué (fig. 21, 23, Pl. III) ; il n'y a pas, nous pensons, à tenir compte d'un aspect irrégulier qui s'est rencontré une fois et qui aurait pu être assimilé aux fuseaux multipolaires, s'il s'était rencontré plus fréquemment (fig. 18, Pl. III).

Le fuseau est, selon les individus, entouré directement au contact par le cytoplasme chromatique ou séparé de ce dernier par une zone incolore plus ou moins large ; dans ce dernier cas, nous avons vu une fois à l'un des pôles deux petits corpuscules que l'on aurait pu prendre pour des centrosomes ; mais d'ordinaire, il n'y a rien aux pôles qui puisse rappeler de près ou de loin les sphères attractives. De même, les filaments radiaires que nous avons signalés autour du noyau à l'état de repos, peuvent quelquefois se retrouver au début de la prophase (fig. 13, Pl. III) ; ils entourent le noyau tout entier, mais ils disparaissent avant le stade de la plaque équatoriale et on n'en retrouve aucune trace par la suite.

Le fuseau, chez cette amibe, est, sans conteste, d'origine exclusivement nucléaire : sa substance est d'apparence homogène et dense : on n'y voit point à ce moment de striation ; les pôles actifs sont, comme dans les cas de ka-

ryokinèse normale, à l'extrémité du grand diamètre ; nous avons vu qu'il en était autrement dans l'*Amœba binucleata* où la plaque équatoriale est dirigée suivant ce grand diamètre ; d'autres différences existent.

Dans l'*Amœba binucleata*, le cytoplasme s'amasse aux deux pôles et, en cet endroit, la membrane du noyau s'épaissit en deux plaques polaires; il en est de même chez l'*Actinosphærium*, selon Hertwig et Brauer, mais avec des différences mises en évidence par Schaudinn. Ainsi, dans l'héliozoaire, les sphères protoplasmiques sont bien délimitées, très réfringentes et finement granuleuses ; dans l'amibe, les calottes polaires se continuent insensiblement avec le protoplasma environnant ; elles sont très peu réfringentes et entièrement dépourvues de structure ; les plaques polaires, de leur côté, sont beaucoup plus minces que dans l'*Actinosphærium*.

Il n'existe rien de pareil dans notre espèce ; d'abord le fuseau nucléaire ne présente pas plus trace de membrane que le noyau au repos ; il ne peut donc y avoir de plaques polaires comme dans l'*Amœba binucleata ;* on ne voit point d'autre part d'amas de protoplasme aux pôles du fuseau : bien plus, nous savons que ce fuseau est situé tantôt dans le cytoplasme chromatique, tantôt dans le cytoplasme incolore.

c) *Groupement des chromosomes en plaque équatoriale.* Nous représentons (fig. 21, 22, Pl. III) deux fuseaux au stade de la plaque équatoriale ; on distingue aux plus forts grossissements une mince bande chromatique occupant l'axe du fuseau ; en l'examinant avec attention, on reconnait qu'elle est formée de fines granulations représentant les chromosomes ; il est difficile d'évaluer le nombre de ces derniers ; dans certains gros fuseaux, le nombre des chromosomes semblait être de douze ou quatorze ; mais nous devons faire remarquer qu'au stade de la séparation des chromosomes, dans une excellente pré-

paration, on pouvait compter, dans chaque groupe, six chromosomes environ. On est ainsi conduit à penser qu'au stade de la plaque équatoriale la division des chromosomes est déjà effectuée : cela n'a rien qui puisse nous surprendre, puisque Schaudinn a déjà constaté que, dans l'*Amœba binucleata*, les chromosomes étaient doubles avant leur groupement en plaque équatoriale ; la même chose se produit, d'après Brauer, dans la division du noyau des *Actinosphærium* enkystés (1) ; dans les *Actinosphærium* non enkystés, les choses se passent différemment et la division des chromosomes n'a lieu, suivant Hertwig, qu'au stade de la plaque équatoriale (2).

Que le nombre normal des chromosomes soit de six ou de douze dans l'*Amœba hyalina*, la chose n'a qu'une médiocre importance ; mais il est remarquable de constater à quel point sont grandes les variations du nombre des chromosomes dans les espèces d'un même genre. Ainsi, bien que Schaudinn n'ait pas indiqué le nombre des chromosomes dans le noyau de l'*Amœba binucleata*, on peut, d'après les figures qu'il donne, voir que ce nombre est manifestement très élevé ; dans l'*Actinosphærium eichhorni*, il est de plusieurs centaines (Brauer).

Les chromosomes de l'*Amœba hyalina* sont d'une finesse excessive : jamais nous n'en avons rencontré d'aussi petits ; ils sont néanmoins très nets et très distincts dans la substance du fuseau ; nous avons trouvé un exemple dans lequel ils n'occupaient pas en entier l'équateur du fuseau ; la ligne chromatique qu'ils dessinent suivant le diamètre n'atteignait pas la surface (fig. 22, Pl. III).

Le fuseau, au stade de la plaque équatoriale, ne nous a présenté aucune trace de fils achromatiques ; le nucléoplasme qui le constitue, montre seulement des stries très

(1) Brauer : *Loc. cit.*
(2) Hertwig : *Loc. cit.*

délicates dirigées vers les deux pôles ; encore ces stries ne sont-elles pas toujours apparentes.

Le fuseau, chez l'*Amœba hyalina*, n'a pas, au stade de la plaque équatoriale, ses pôles amincis et effilés, alors que cette dernière disposition existe un peu partout dans les cellules animales et végétales ; cette différence n'a pas lieu de nous étonner ; elle est au contraire toute naturelle, si l'on considère que la karyokinèse dérive de la division directe dans laquelle le noyau s'allonge et prend un *contour elliptique* avant de se séparer en deux. Il est beaucoup plus difficile de comprendre pourquoi dans l'*Amœba binucleata* et dans l'*Actinosphærium Eichhorni* les chromosomes occupent le grand diamètre du fuseau ; nous devons renoncer pour le moment à avoir l'explication de cette anomalie.

L'anaphase comprend : a) *Séparation des chromosomes* ; b) *Disparition du fuseau* ; c) *Reconstitution des nouveaux noyaux*.

a) La séparation des chromosomes se fait normalement ; on voit la plaque équatoriale se séparer en deux nouvelles plaques qui s'éloignent l'une de l'autre en restant parallèles (fig. 23, Pl. III).

Dans la karyokinèse ordinaire, le fuseau nucléaire se modifie peu : il prend simplement la forme d'un tonnelet, sans que sa longueur augmente sensiblement ; il n'en est pas de même dans l'*Amœba hyalina*.

Lorsque les chromosomes ont atteint chaque extrémité du fuseau, ils continuent d'opérer leur traction en sens inverse, et le fuseau se prête à cet allongement. L'ensemble de la figure nucléaire conserve encore quelque temps un contour elliptique ; à ce moment, le fuseau est nettement fibrillaire; son volume a beaucoup augmenté ; sa surface est encore délimitée du cytoplasme par une ligne continue ; mais le nucléoplasme ne forme plus une masse dense et homogène comme précédemment ; il s'est divisé en

fibrilles qui s'étendent d'une extrémité à l'autre du fuseau, reliant entre eux les chromosomes (fig. 24, Pl. III).

Un peu plus tard, les deux masses chromatiques formées par les chromosomes se sont encore éloignées davantage l'une de l'autre, et elles ne sont plus réunies que par un mince cordon de nucléoplasme qui se laisse parfois subdiviser en deux ou trois fibrilles (fig. 25, Pl. III).

Il est utile de remarquer que dans les premiers temps de l'allongement du fuseau, le corps de l'amibe conserve sa forme générale arrondie ; les deux groupes de chromosomes sont au contact même du cytoplasme ; on y compte six chromosomes environ qui ont gardé leur forme granuleuse et leur indépendance ; ces amas chromatiques, dans leur mouvement de traction en sens inverse, arrivent de bonne heure à une petite distance de la surface, tout près de l'ectoplasme ; ils conservent cette position jusqu'au moment où les deux nouveaux individus vont se séparer (fig. 26, Pl. III).

De tous ces faits, il est facile de conclure à l'activité propre des chromosomes ; la substance du fuseau participe à ce mouvement ; elle s'allonge et s'étire pendant quelque temps avant de se rompre.

Ces observations tendent à ébranler les théories classiques qui expliquent le déplacement des chromosomes, soit par des *filaments tracteurs*, soit par une *action chimiotactique* des sphères attractives ; ici, dans l'amibe, les sphères attractives *manquent*, et l'action de filaments tracteurs ne peut être invoquée, puisque les chromosomes continuent leur mouvement propre après leur *arrivée aux pôles du fuseau.*

Nous avions donc raison d'écrire récemment :

« Sans vouloir en aucune façon diminuer le mérite de ces théories, nous devons à la vérité de dire qu'elles nous paraissent actuellement aussi peu vraisemblables l'une que l'autre ; lorsqu'une Vampyrelle ou une amibe se divisent,

chaque moitié tire en sens inverse de l'autre jusqu'à complète séparation ; on n'a cependant pas à faire intervenir venant de *l'extérieur* une force chimiotactique ou des filaments tracteurs. Cette division résulte de l'activité propre des individus.

« Il nous semble qu'il en est de même des chromosomes ; voilà des éléments auxquels on attribue un rôle important dans la cellule ; on n'hésite pas à leur confier la transmission des propriétés héréditaires ; on les voit disparaître pour réapparaître ensuite ; ils s'allongent, se raccourcissent, se pelotonnent ou se déroulent, se dédoublent, se segmentent ; faut-il donc nécessairement faire intervenir des forces externes de nature mécanique ou chimique pour toutes ces modifications, et cela exclusivement ? A tout prendre, l'action chimique serait plus acceptable, parce que l'action mécanique suppose un moteur dont l'existence et le fonctionnement entraînent de nouvelles complications.

« Nous trouvons tout naturel, tant que la question ne sera pas plus avancée, d'admettre provisoirement que les chromosomes se séparent comme les deux moitiés d'une amibe, en vertu d'une activité qui leur est propre (1). »

Ces idées, au moment où elles se sont produites, ont pu étonner quelques-uns de nos lecteurs ; nous espérons que ces nouvelles observations sont de nature à justifier nos conclusions précédentes ; actuellement, nous sommes autorisé à dire que les *chromosomes peuvent, dans la karyokinèse, se déplacer vers les pôles du fuseau sans l'intermédiaire de filaments tracteurs ou de centrosomes.*

On a eu tort de considérer le plus souvent la karyokinèse comme un mode de division tout à fait spécial, indépendant de l'amitose ; ainsi vom Rath regarde l'amitose

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées*, loc. cit., p. 233-234.

comme ayant, par rapport à la mitose, un caractère dégénératif bien marqué, non seulement chez les Métazoaires, mais aussi chez les Protozoaires ; le second procédé ne dériverait certainement pas du premier ; il y aurait là deux processus absoluments distincts (1).

La première partie de cette proposition nous semble exacte en ce qui concerne les métazoaires et les plantes : elle ne l'est plus si l'on envisage les organismes primordiaux ; c'est ainsi que nous avons vu certaines espèces d'amibes se développer normalement avec une division directe du noyau ; celle-ci représente le procédé primitif qui est copié d'ailleurs sur le mode de division même du corps. L'évolution a réussi à transformer les organismes unicellulaires primitifs en une série de formes vivantes de plus en plus compliquées comme organisation et comme fonction ; cette évolution s'est trouvée liée d'une part à l'autophagie sexuelle, mais aussi avec la karyokinèse, c'est-à-dire avec un perfectionnement de la division directe du noyau ; celle-ci ne s'est plus montrée qu'assez rarement et dans des conditions qui ne permettent pas toujours de fixer son degré d'importance (2).

Il est incontestable que la karyokinèse chez l'amibe représente un de ces états intermédiaires entre la division directe et la division indirecte, qui ne peuvent laisser aucun doute sur l'origine de cette dernière.

Ceci admis, nous avons une explication naturelle du déplacement des chromosomes. En effet, si l'on considère un instant la division directe, nous constatons que le

(1) Von Rath : *Sur la structure histologique des cellules glandulaires de la tête d'Anilocra mediterranea et sur la mitose en général* (Zeit. wiss. zool., LX, p. 1-89).

(2) Preusse : *Sur la division amitotique dans les ovaires des Hemiptères* (Zeit. wiss. Zool., LIX, p. 305-349).

Paladino : *L'amitose chez les Vertébrés* (Anat. Anz., X, p. [illegible]).

Flemming : *Réponse à M. le professeur Paladino* (Anat. Anz., X, p. 491 492), etc.

nucléole, ainsi que le nucléoplasme, s'allongent suivant un même diamètre et prennent un contour elliptique pour arriver à se séparer ensuite par étirement; *nucléole et nucléoplasme jouissent donc d'un mouvement propre au même titre que le cytoplasme ; ils se divisent et se déplacent sans l'intervention de filaments moteurs ou de centrosomes.*

Dans la karyokinèse chez l'amibe, les choses se passent exactement de la même façon ; chaque *groupe* de chromosomes fonctionne comme les deux moitiés d'un nucléole, et la substance du fuseau représente le nucléoplasme d'un noyau ordinaire en division directe ; on ne saurait donc, à notre avis, faire trop de réserves en ce qui concerne toutes les théories mécaniques qu'on a voulu établir pour expliquer les phénomènes karyokinétiques (1).

Pendant la prophase, rien n'indique dans le contour de l'amibe et dans sa structure interne une prochaine division du cytoplasme ; c'est donc du noyau, il semble, que part dans ce cas l'impulsion qui conduit à la formation de deux individus. La première indication de deux polarités opposées dans le cytoplasme se voit à l'anaphase au moment où le fuseau s'allonge et s'étire (fig. 25, Pl. III) ; des pseudopodes se forment en sens opposé dans l'axe même de division du noyau ; ils sont au nombre de trois à cinq.

Il est bien entendu que nous ignorons le *pourquoi* de ces deux tendances opposées, de même que nous ignorons la nature des relations qui rendent ici solidaires la division du noyau et celle du corps.

b) On peut dire que la *disparition du fuseau* commence au moment où la rupture se fait dans le cordon de nucléoplasme qui réunit les deux groupes de chromosomes ;

(1) Drüner : *Zur Morphologie der Centralspindel* (Iéna. Zeitsch, XXVIII, N. F. XXI, 1894). — Heidenhain : *Cytomechanische Studien* (Arch. Entw. Mech. I, p. 473-577), etc

ceux-ci, dans chaque groupe, sont maintenant confondus en une petite bande chromatique qui plus tard s'arrondit (fig. 26, 28, 29, Pl. III).

Dans la karyokinèse ordinaire, lorsqu'il y a formation d'une membrane, une partie des filaments connectifs du fuseau est utilisée pour donner la plaque cellulaire ; ici, on ne voit rien de semblable, puisqu'il y a rupture du fuseau ou plutôt du cordon chromatique qui le remplace à l'anaphase ; chaque moitié du cordon se raccourcit, et le nucléoplasme s'amasse de cette façon autour des chromosomes (fig. 26, Pl. III).

c) *La reconstitution des nouveaux noyaux* se fait d'une manière très simple ; les deux masses chromatiques formées par les chromosomes se sont arrondies et vont constituer le futur nucléole ; autour, on distingue un peu de nucléoplasme provenant du fuseau ; il est encore assez irrégulièrement distribué, mais bientôt il forme un anneau régulier entourant le nucléole.

Les deux nouvelles amibes, à ce moment de la karyokinèse, sont sur le point de se séparer ; chacune d'elles est arrondie ; elles ont un ectoplasme mieux délimité que dans les individus ordinaires ; l'endoplasme est chromatique avec un mélange de cytoplasme incolore (fig. 26, Pl. III).

Dans la karyokinèse ordinaire, les chromosomes des noyaux filles s'unissent en un filament nucléaire qui disparaît ensuite dans le nucléoplasme ; chez l'amibe, les chromosomes se réunissent en un amas chromatique central homogène ; dans les deux cas, l'individualité des chromosomes disparaît à nos yeux et la question de leur permanence est nécessairement d'ordre théorique.

Conséquences et résultats.

L'existence de la karyokinèse est établie d'une manière indiscutable chez les amibes ; son étude permet de se pro-

noncer définitivement sur un certain nombre de points controversés.

A) *Centrosomes et sphères attractives.* — Nous avons fait ailleurs l'historique de ces formations ; on a voulu leur accorder une importance qu'elles n'ont pas; nous en avons donné, dans un essai sur la karyokinese, une interprétation nouvelle à laquelle nous n'avons rien à changer.

Rappelons quelques-unes de nos conclusions :

« Dans la karyokinèse, il se produit une différenciation du protoplasme à laquelle on peut donner le nom de *leucite de division* ou *clasileucite.*

« Il n'y a pas lieu de s'obstiner à vouloir attribuer au clasileucite une structure identique dans tous les cas ; la seule partie indispensable est le fuseau nucléaire; il est vrai qu'il faut enlever du même coup aux centrosomes, centrosphères et radiations tout rôle prépondérant dans la karyokinèse : le seul fait que leur absence n'empêche nullement les phénomènes de la karyokinèse de se produire normalement est de nature à justifier cette opinion.

« Le fuseau est la seule partie essentielle du clasileucite; les centrosomes et les centrospheres sont sans doute, au même titre que les pyrénoïdes des chloroleucites, des réserves ou des dépôts de protoplasma vivant qui peuvent être utilisés par le leucite de division ; les radiations qui en partent ne sont point caractéristiques du clasileucite.

Dans l'amibe, le clasileucite est réduit au fuseau nucléaire; il n'existe ni centrosomes ni radiations aux pôles du fuseau : les granules qu'on y rencontre parfois, mais rarement, ne peuvent avoir que la signification de simples dépôts de protoplasma.

On ne saurait formuler que des hypothèses en ce qui concerne les radiations que nous avons observées autour du noyau, soit à l'état de repos, soit dans les premiers stades de la prophase.

Si leur présence était constante, on serait amené naturellement à les comparer aux fibrilles qui rayonnent autour de beaucoup de noyaux dans la karyokinèse normale et prennent part à la constitution du clasileucite ; mais on ne voit ces radiations que très rarement et jamais autour du fuseau constitué.

B) *Nature du fuseau.* — On a beaucoup discuté sur l'origine cytoplasmique ou nucléaire du fuseau : *dans l'amibe, le fuseau est exclusivement d'origine nucléaire* ; *il est aussi peu différencié que possible.*

Le nucléoplasme augmente simplement de volume, et d'incolore qu'il était, devient légèrement chromatique. L'augmentation de volume se produit sans que la limite très tranchée du noyau éprouve aucun changement ; il n'y a donc pas incorporation directe de cytoplasme ; la chromaticité, d'autre part, est due, sans aucun doute, à la dissolution partielle du nucléole, qui se creuse d'abord d'une vacuole, avant de se fragmenter.

Le nucléoplasme, ainsi modifié, prend simplement la forme elliptique, comme s'il s'agissait d'une division directe ; le fuseau est alors constitué.

Nous connaissons les modifications que le fuseau subit après l'arrivée aux pôles des chromosomes ; *il s'allonge tout en restant d'abord renflé en son milieu* : à ce moment, on voit nettement des fils achromatiques ; puis, l'allongement continuant, le fuseau ne *se montre plus que comme un cordon mince qui finit par se rompre en son milieu* ; *ces changements rappellent ceux qui accompagnent la séparation des nouveaux noyaux dans la division directe.*

C) *Les chromosomes.* — La question des chromosomes est la plus délicate. Sont-ce des éléments permanents du noyau, ou bien faut-il y voir des formations nouvelles pour chaque mitose ?

Ordinairement, les chromosomes apparaissent à la prophase sous forme d'un cordon nucléaire qui se segmente

ensuite. Dans l'amibe, nous n'avons rien vu qui puisse rappeler le boyau nucléinien : nous avons décrit par contre une *fragmentation du nucléole qui donne naissance à des granulations chromatiques d'aspect semblable à celui des chromosomes ; c'est aux dépens de ces granulations que se forment les chromosomes* ; l'observation directe ne permet pas de se prononcer sur la question de *l'individualité de ces éléments et de leur permanence d'une mitose à l'autre.*

Les théories classiques qui cherchent à expliquer le déplacement des chromosomes et leur mouvement en sens inverse jusqu'aux pôles du fuseau, soit par l'action de *filaments tracteurs*, soit par l'existence d'une *attraction chimiotactique des centrosomes*, ne reposent jusqu'ici sur aucun fondement sérieux.

Pour comprendre ce mouvement dans sa nature et dans ses origines, il faut se reporter à la division directe. La chromatine du noyau chez les organismes inférieurs, localisée dans le nucléole, s'est d'abord séparée approximativement en deux moitiés dans la division directe ; la séparation de ces deux moitiés par étirement exige un mouvement propre analogue à celui qui détermine la séparation de deux nouveaux individus lors de la division du corps. Le nucléole étant venu à se fragmenter en *chromosomes, chaque fragment s'est comporté comme le nucléole tout entier : il s'est divisé en deux parties qui se sont éloignées ensuite en sens contraire ; dans les deux cas, qu'il s'agisse de mitose ou d'amitose, la cause du déplacement est la même ;* si de nouveaux facteurs sont entrés en jeu dans l'évolution de la karyokinèse, nous ne les connaissons pas encore assez pour comprendre leur rôle ; c'est en remontant aux origines, comme nous venons de le faire, qu'on a chance d'élucider les problèmes controversés de cytologie.

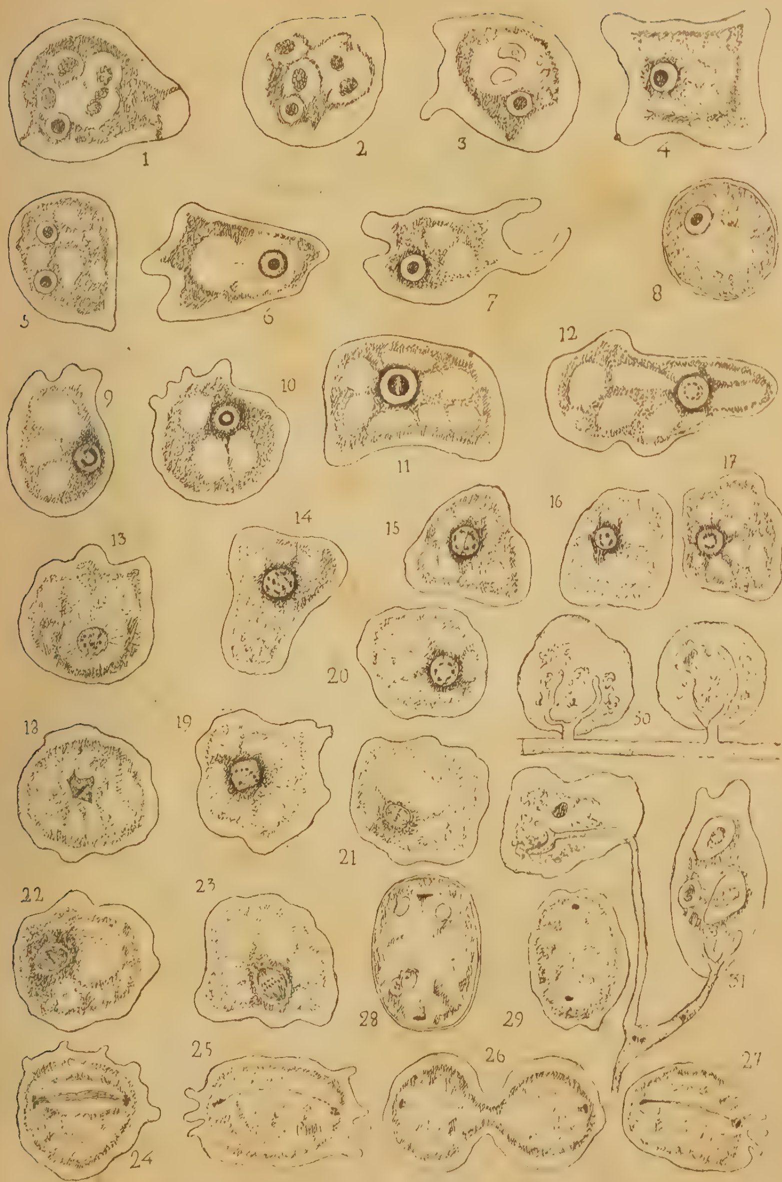
Nous trouvons chez les Amibes des différences nombreuses dans la structure du noyau ; chacune d'elles corres-

pond à un mode particulier de division ; ainsi, nous connaissons à l'heure actuelle la division directe par étirement et la division directe par cloisonnement ; nous savons également que la karyokinèse peut se faire suivant deux modes sensiblement différents. Ces essais, ces tâtonnements que nous ne trouvons nulle part ailleurs, nous indiquent que l'évolution s'est exercée ici de façon toute spéciale et que le groupe des Amibes est la souche d'où partent de nombreux rameaux. Il devient évident que le noyau a subi de bonne heure dans son mode de division une série de modifications et de perfectionnements étroitement liés aux progrès d'ordre morphologique et physiologique ; il sera intéressant de montrer que cette évolution correspond dans ses grandes lignes aux principaux groupes primaires animaux et végétaux ; c'est ce que nous nous proposons de faire lorsque nos matériaux seront plus nombreux et plus complets ; *en démontrant que la karyokinèse n'est qu'une modification évolutive de l'amitose*, nous avons préparé le terrain à une étude de l'élément nucléaire envisagé dans son histoire et dans ses propriétés.

PLANCHE III

La karyokinèse chez l'*Amœba hyalina* sp. nov. (Gross. 800-900.)

FIG. 1-4. — Individus ordinaires.
FIG. 5. — Amibe possédant deux noyaux.
FIG. 6. — Noyau entouré de radiations incolores.
FIG. 7. — Amibe avec longs pseudopodes.
FIG. 8. — Amibe à l'état de repos avec sa membrane.
FIG. 9-11. — Noyau dont le nucléole se prépare à la fragmentation.
FIG. 12-20. — Divers aspects du noyau avec son nucléole fragmenté.
FIG. 21-22. — Fuseau au stade de la plaque équatoriale.
FIG. 23. — Les deux groupes de chromosomes se séparent.
FIG. 24. — Etirement du fuseau nucléaire.
FIG. 25, 27, 29. — Etats plus avancés.
FIG. 26. — Division du corps de l'amibe après rupture du fuseau.
FIG. 28. — Selon toute apparence, il s'agit d'un individu semblable à celui de la fig. 8 qui se divise avant de reprendre son état d'activité.
FIG. 30-31. — Le *Rhizoblepharis amœbæ* sp. nov.



La division du noyau chez l'*Amœba hyalina* sp. nov.

NOTE

SUR UN

NOUVEAU PARASITE DES AMIBES

Par P.-A. DANGEARD

Nous avons fait connaître, il y a quelque temps, un parasite de l'*Amœba verrucosa* Ehr. ; il s'attaque exclusivement au noyau qui est de grande taille dans cette espèce ; nous lui avons donné le nom de *Nucleophaga*, destiné à rappeler son mode de vie si particulier (1) : c'est une Chytridinée voisine du genre *Sphærita* Dang.

Aujourd'hui, nous avons à signaler un autre parasite des Amibes ; celui-ci, pour arriver au même résultat, possède une organisation et des moyens d'action bien différents de ceux du premier. C'est un champignon filamenteux aquatique ; ses tubes peu ramifiés s'allongent dans le liquide, et lorsqu'ils arrivent au contact des Amibes, ils donnent naissance à de courts rameaux qui se dichotomisent à l'intérieur du cytoplasme de l'amibe (fig. 30, 31, Pl. III). On peut quelquefois arriver à suivre les filaments du parasite sur une certaine longueur ;

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les parasites du noyau et du protoplasma* (Le Botaniste, 4e série).

on peut constater alors qu'un même thalle arrive à détruire des douzaines d'amibes par ce procédé.

Le système ramifié qui se produit à l'intérieur de chaque amibe, ressemble aux suçoirs de certains *Peronospora ;* mais il porte son action destructive sur le cytoplasme et ne paraît pas avoir d'attraction spéciale pour le noyau ; c'est par la destruction de l'endoplasme chromatique que s'accusent d'abord les ravages effectués par le parasite ; le noyau ne tarde pas à former une boule chromatique sans structure et d'apparence un peu oléagineuse (fig. 31, Pl. III).

La place de ce parasite dans la classification est impossible à préciser : nous savons seulement que c'est un Champignon et non une Bactérie filamenteuse ; l'allure générale déjà ne permet guère le doute à ce sujet ; de plus, nous avons trouvé, dans le thalle, des taches chromatiques qui certainement représentent des noyaux ; le protoplasme qui remplit les tubes est incolore ; ce n'est qu'en certains endroits où il tend à s'amasser qu'il devient chromatique ; nous ignorons s'il faut voir là un commencement de formation de spores ou de kystes ; les cloisons, dans ce Champignon, sont très espacées.

Il ne faut pas oublier que cette étude a été faite sur des matériaux fixés et que nous n'avons pu ainsi faire aucune observation sur le vivant ; il est fort possible que ce champignon puisse être cultivé dans des milieux de culture et qu'il fructifie. On pourra alors s'occuper de le classer ; jusque-là, il faut se contenter de connaître son rôle à l'égard des amibes et son mode d'action ; rien n'empêche d'ailleurs, pour la commodité des descriptions, de le désigner, au moins provisoirement, sous le nom de *Rhizoblepharis amœbæ* sp. nov.

Nous avons vu (1) que le protoplasme de l'*Amœba binu-*

(1) Consulter le Mémoire précédent.

cleata Grüb. renferme de nombreux filaments mycéliens cloisonnés et de longueur variable ; ils sont même très caractéristiques de cette espèce d'Amibe ; d'après Grüber et Schaudinn, ils vivraient là en symbiose ; ce cas est à distinguer de l'exemple de parasitisme que nous venons de signaler.

LA

REPRODUCTION SEXUELLE DES CHAMPIGNONS

ÉTUDE CRITIQUE

Par P.-A. DANGEARD

Il ne suffit pas, pour qu'une découverte puisse devenir le point de départ d'une théorie scientifique féconde, qu'elle repose sur des faits exacts, sur des expériences décisives, sur des observations ingénieuses, il faut qu'elle ait un caractère général ; il faut de plus que son auteur sache la défendre et ne l'abandonne pas dès son berceau.

Les résistances qu'elle rencontrera sont en raison directe des modifications qu'elle apporte dans la science ; chaque idée ancienne qu'elle fait disparaître, lui vaut un adversaire, chaque idée nouvelle qu'elle fait surgir, lui attire une objection ; on discute d'abord l'exactitude de la découverte, pour contester plus tard l'exactitude de l'interprétation.

Tout cela est bon, utile, on pourrait dire même nécessaire : la nouvelle théorie, en effet, ou bien succombera devant ces attaques, parce qu'elle est fausse ou insuffisamment défendue, ou bien elle résistera, et alors elle

aura reçu du temps et des hommes sa consécration définitive.

La théorie de la symbiose chez les Lichens de Schwendener a eu des débuts difficiles : elle ne s'est imposée que très lentement, profitant de tous les progrès de la technique moderne.

Pasteur a soutenu une lutte mémorable contre les partisans de la génération spontanée. La controverse a duré près de vingt ans ; elle a mis aux prises des adversaires de grande valeur ; elle a soulevé des polémiques bruyantes, des discussions passionnées. Pasteur, pour établir sur des bases irréfutables la théorie de la panspermie, a dû créer une série de méthodes et d'expériences qui ont préparé l'avènement d'une science nouvelle, la Bactériologie.

Pourquoi ne pas rappeler également la théorie de la phagocytose ? Le premier travail de Metchnikov sur ce sujet date de 1883 : depuis, ce savant est resté sur la brèche, luttant pour ses idées, fournissant ou provoquant de nouveaux aperçus ; aujourd'hui, chacun sait le rôle des phagocytes dans la destruction des microbes de l'organisme, dans la résorption ou l'atrophie de certains tissus ; ne fait-on pas entrevoir même une lutte possible contre la dégénérescence sénile (1) ?

Nous aurions tort de nous plaindre si, dans une sphère plus modeste, notre découverte de la reproduction sexuelle chez les Champignons supérieurs rencontre encore certaines résistances : les exemples qui précèdent montrent que la lutte est un élément de succès, qu'elle est préférable à une indifférence systématique ou à une faveur inconsidérée. La nécessité de répondre aux critiques et de prévoir les objections est un stimulant éner-

(1) Metchnikov : *Revue de quelques travaux sur la dégénérescence sénile* (L'Année biologique, 3e année, p. 249).

gique ; elle nous a déjà conduit à formuler une théorie de la sexualité (1), qui a reçu un accueil bienveillant de la part des naturalistes ; c'est encore pour la défense de nos idées que nous avons écrit un « Essai sur la reproduction sexuelle » que nous publierons prochainement.

LA SEXUALITÉ DES CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS.

Le moment est venu d'envisager la question de la sexualité des Champignons dans son ensemble ; des opinions diverses se sont manifestées, des critiques se sont produites : c'est à nous de réfuter, s'il est nécessaire, les objections plus ou moins fondées qui pourraient tendre à fausser l'interprétation de cette découverte.

Il est utile de rappeler brièvement en quoi consiste la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs (2).

Les Champignons supérieurs comprennent deux grands embranchements, qui se sont développés à peu près parallèlement : ce sont les Basidiomycètes et les Ascomycètes. Au point de vue des espèces qui sont nombreuses, rien n'est plus varié ; comme reproduction sexuelle, rien n'est plus uniforme.

1° *La reproduction sexuelle des Basidiomycètes.*

Les Basidiomycètes se subdivisent en Ustilaginées, Urédinées, Protobasidiomycètes et Basidiomycètes proprement dits ; nous nous contenterons d'établir un simple schéma pour chaque groupe.

a) *Ustilaginées.* — Dans cette famille, le scellules jeunes du mycélium ont deux noyaux ; ce nombre peut augmenter

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, p. 263).

(2) Consulter les séries II-VI du Botaniste, où l'on trouvera la bibliographie spéciale relative à cette reproduction sexuelle, les circonstances de sa découverte et tous les détails qui s'y rapportent.

dans les cellules âgées du thalle. La formation asexuelle des conidies ramène pour un moment la cellule à la structure uninucléée.

Lors de la reproduction sexuelle, on voit des articles se renfler en ampoules ou émettre des rameaux vésiculeux ; les deux noyaux de ces articles ont une origine différente, car la cellule se constitue dès le début avec deux noyaux : la chose peut être considérée comme certaine, d'après ce que nous savons des Urédinées où les noyaux sont plus gros et plus faciles à étudier ; toutefois, on n'a pas encore réussi à voir directement chez les Ustilaginées la division simultanée, avec fuseaux achromatiques parallèles, qui est de règle chez les Urédinées.

L'ampoule, avec ses deux noyaux, doit être considérée comme un gamétange renfermant deux gamètes uninucléés ; chaque noyau a perdu, comme celui d'un gamète ordinaire, la propriété de se diviser. Les deux gamètes s'unissent en un seul par copulation des noyaux qui se fusionnent intimement : des réserves s'accumulent dans cette vésicule devenue une oospore ; cette dernière grossit, s'entoure d'une membrane épaisse, subdivisée en exospore et endospore.

A la germination, le contenu de l'oospore donne naissance à un gros tube ou promycèle, dans lequel passe le protoplasma avec son noyau sexuel ; celui-ci subit, par karyokinèse, deux bipartitions successives, et les quatre nouveaux noyaux s'isolent par une cloison ; chacune des cellules donne ensuite des spores exogènes qui se forment par bourgeonnement comme les conidies ordinaires ; pour les distinguer de celles-ci, on les désigne généralement sous le nom de sporidies ; des anastomoses se produisent fréquemment soit entre les cellules du promycèle, soit entre les sporidies elles-mêmes.

Dans quelques genres, le noyau sexuel subit trois bipartitions successives dans le promycèle non cloisonné ;

ces huit noyaux passent ensuite dans autant de sporidies qui se sont développées, comme autant de bourgeons, au sommet du promycèle.

Ce promycèle n'est autre chose qu'un sporogone ordinaire ; c'est à son intérieur que le noyau sexuel ayant $2n$ chromosomes par suite de la fécondation qui a eu lieu dans le gamétange, revient à la structure normale, représentée par n chromosomes ; cette réduction nécessaire a été vue chez les Urédinées par Sappin Trouffy ; sans aucun doute, elle se produit dans le même organe pour tous les Basidiomycètes.

Le mode de formation de l'œuf des Ustilaginées n'implique pas un changement dans les propriétés du cytoplasme, correspondant au rajeunissement karyogamique ; mais cette modification ne tarde pas à se produire, elle s'opère à la germination de l'œuf par des anastomoses qui s'effectuent entre les différentes cellules du promycèle, ou mieux encore entre les sporidies.

b) *Urédinées.* — Chez les Urédinées, le mycélium qui fournit les conidies ordinaires ou spermaties est formé par des cellules uninucléées; en dehors de cela, les cellules du thalle possèdent deux noyaux : ces noyaux se divisent simultanément au même niveau, et les fuseaux achromatiques sont parallèles à l'axe ; il en résulte que la cloison médiane isole pour chaque nouvelle cellule deux noyaux dont la parenté s'éloigne ainsi de plus en plus.

On est conduit, d'après cela, à faire remonter jusqu'au stroma de l'écide l'origine différente des noyaux sexuels que nous trouvons en présence dans la téleutospore.

Les gamétanges sont rarement isolés : le plus souvent, ils sont groupés par deux, trois ou davantage, selon les genres, à l'extrémité d'un pédicelle; l'ensemble porte le nom de téleutospore. Dans chaque gamétange, l'œuf se forme comme chez les Ustilaginées : les deux noyaux se

fusionnent intimement et l'oospore passe à l'état de repos, après s'être recouverte d'une double membrane.

Chaque oospore fournit en germant un promycèle à l'intérieur duquel le noyau sexuel subit une double bipartition par karyokinèse ; dès la prophase de la première division, le noyau sexuel qui a reçu $2n$ chromosomes par la fécondation, n'en montre plus que n : il est donc revenu à la structure normale sans qu'on sache exactement comment s'est opérée la réduction.

Le promycèle se cloisonne en quatre cellules uninucléées qui fournissent chacune par bourgeonnement une spore ou conidie.

Si l'on fait abstraction du groupement des gamétanges sur la téleutospore, on voit que la reproduction sexuelle des Urédinées est entièrement semblable à celle des Ustilaginées.

c) *Protobasidiomycètes.* — Les Protobasidiomycètes sont des Urédinées dans lesquelles l'œuf germe immédiatement, sans s'enkyster : le genre *Coleosporium* établit la transition. Aussitôt après la fécondation, l'oospore s'allonge et grossit : le noyau sexuel subit alors les deux bipartitions ordinaires et les quatre noyaux se séparent par des cloisons transversales. Le promycèle se constitue donc à l'intérieur de l'œuf, au lieu de se former à l'extérieur ; chacune des quatre cellules donne naissance à une sporidie.

Dans cette famille, les cloisons sont parallèles à l'axe ou perpendiculaires, selon les genres.

d) *Basidiomycètes proprement dits.* — Ce groupe est le plus élevé de la série. Les articles du thalle renferment en général deux noyaux ; nous croyons pouvoir affirmer que tout au moins la division qui précède la séparation des jeunes basides a lieu comme chez les Urédinées.

Ces jeunes basides occupent une position variable selon les familles ; elles représentent des gamétanges compa-

rables à ceux des groupes précédents; la copulation s'y produit dans les mêmes conditions.

L'oospore germe immédiatement; le noyau sexuel se divise par karyokinèse en quatre nouveaux noyaux, mais cette division n'est suivie d'aucun cloisonnement; toute trace de promycèle a disparu: les quatre spores prennent naissance directement sur la baside.

Des Urédinées aux Basidiomycètes supérieurs, nous assistons à la réduction progressive du promycèle et à sa disparition complète; mais tous les autres phénomènes se correspondent avec une exactitude absolue et vraiment remarquable.

Dans les Ustilaginées, le rajeunissement karyoganique est suivi presque immédiatement par un mélange de cytoplasmes différents résultant d'anastomoses entre les articles du promycèle et les sporidies; dans les autres groupes, cette modification ne semble pas avoir le même degré d'opportunité; les anastomoses y sont fréquentes, mais elles se produisent indifféremment à des stades plus ou moins éloignés de la germination de l'œuf.

2° *La reproduction sexuelle des Ascomycètes.*

Chez les Ascomycètes on ne rencontre plus la même uniformité dans la structure du mycélium; les cellules du thalle sont uninucléées ou plurinucléées; le nombre des noyaux, dans certaines espèces, dépasse une trentaine par article: ces variations peuvent exister entre cellules différentes d'un même thalle; les phénomènes reproducteurs cependant sont aussi simples que chez les Basidiomycètes.

Lorsque les cellules du thalle possèdent deux noyaux (*Exoacus*), l'origine différente des noyaux sexuels résulte d'une division parallèle et simultanée, comme chez les Urédinées. Plus souvent, on observe un autre procédé qui est le suivant : une extrémité de filament se recourbe, les deux noyaux qui s'y trouvent subissent une bipartition; deux cloisons isolent un gamétange avec les deux noyaux

médians qui ont ainsi une origine différente; parfois, le gamétange résulte de deux cellules contiguës uninucléées qui fusionnent leur contenu.

Le gamétange renferme donc deux gamètes comme chez les Basidiomycètes; la copulation des noyaux se produit et l'oospore est formée.

La germination de cette oospore est tout à fait comparable à celle des Basidiomycètes; elle se produit immédiatement. L'œuf se développe en un sac à l'intérieur duquel le noyau sexuel subit ordinairement trois bipartitions successives par karyokinèse : c'est l'*asque*, qui se trouve être ainsi l'équivalent de la *baside*.

Le mode de formation des spores est légèrement différent : chez les Basidiomycètes, elles sont exogènes, ici elles s'organisent à l'intérieur de l'asque, elles sont endogènes.

Quelquefois, les asques sont nus; le plus souvent, ils sont groupés dans un appareil qui est le périthèce : pour former la paroi ou les tissus de ce périthèce, des filaments du thalle viennent quelquefois se ramifier à la surface des asques; quelques auteurs les ont considérés comme des filaments copulateurs devenus stériles.

Telle est dans ses grandes lignes la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs.

Parmi les critiques auxquelles nous voulons répondre, les unes tendent à affaiblir l'importance de cette découverte; les autres en reconnaissent la haute signification physiologique, mais refusent de prononcer les mots de fécondation et de reproduction sexuelle; occupons-nous d'abord des premières.

I

1° *Quelques auteurs ont voulu considérer les fusions nucléaires des mycètes comme un phénomène banal, de nature purement végétative, en prétextant qu'il existe des exemples*

connus où l'union des noyaux n'a aucun caractère sexuel; cette opinion ne résiste pas à un examen impartial des faits.

Chez les Infusoires, l'appareil nucléaire comprend un macronucleus et un micronucleus : le macronucleus a sous sa direction les fonctions d'entretien et d'accroissement ; il préside au bon fonctionnement des organes de la vie végétative. Le micronucleus, au contraire, veille à la conservation de l'espèce, c'est en lui que réside la faculté de rajeunissement qui permet aux Infusoires d'effectuer leur reproduction sexuelle ; c'est encore lui qui sert de substratum aux propriétés héréditaires et transmet les qualités et facultés particulières qui constituent les espèces et les races (1).

Lors de la reproduction sexuelle, chaque individu conjugué reçoit de son conjoint un micronucleus ; ce micronucleus s'unit à un second noyau semblable pour donner le noyau sexuel ; ce dernier est la souche unique de tous les éléments nucléaires des nouvelles générations qui vont se produire à la fin de la conjugaison.

Le macronucleus ne prend pas part à la reproduction sexuelle : il est éliminé pendant la conjugaison, et cela de façons un peu différentes ; chez certaines espèces, il se désorganise tout d'une pièce et fond peu à peu par une résorption lente, ressemblant à une véritable digestion ; dans d'autres espèces, la résorption est précédée d'une fragmentation; cette fragmentation peut même être préparée par un déroulement préalable de la masse nucléaire, qui s'étire en longs rubans (2).

Les fusions nucléaires qui nous intéressent se produi-

(1) Maupas : *Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés* (Archives de zoologie expérimentale, 2e série, t. VII, 1889).

(2) Maupas : *Loc. cit.*, p. 446.

sent dans les conditions suivantes : le noyau sexuel, d'origine double, résultant de la conjugaison, se divise une ou plusieurs fois et les éléments nucléaires qui en proviennent se différencient en macronucleus et micronucleus ; or, sous l'influence d'une disette d'aliments, des fragments de l'ancien macronucleus peuvent s'incorporer aux nouveaux macronucleus, au lieu de disparaître dans le cytoplasme (*Paramœcium caudatum*, *Euplotes patella*).

Il est évident que ces sortes de fusions ne sauraient nous être opposées sérieusement : *elles sont accidentelles ; elles se produisent entre noyaux végétatifs* ; *elles n'ont aucune relation, même indirecte, avec le noyau chargé de perpétuer l'espèce* ; elles ne peuvent donc modifier en rien le nombre *n* de chromosomes de cet élément nucléaire.

Par contre, le noyau sexuel des Champignons est exactement comparable au noyau sexuel des Infusoires : il est la souche commune de tous les noyaux des nouveaux individus ; *il possède 2 chromosomes, ce qui exige une réduction chromatique, comme dans toute reproduction sexuelle.*

Les fusions nucléaires qui s'effectuent chez les végétaux en dehors de la fécondation ordinaire, ressemblent aux fusions anormales qui se produisent chez les Infusoires : elles sont susceptibles des mêmes réserves.

On peut écarter de la discussion les exemples de fusions nucléaires signalés par Hartog dans l'oogone des *Saprolegnia* (1), par Schmitz dans celui des *Vaucheria* (2). Dans les *Saprolegnia*, en effet, le nombre des noyaux de l'oogone diminue par dégénérescence (3) ; chez les

(1) Hartog : *Recherches sur la structure des Saprolégniées* (Comptes rendus, Acad. sc., 1889).

(2) Schmitz : *Untersuchungen über die zellkerne der Thallophyten*, 1879.

(3) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série, p. 106).

Vaucheria, les noyaux de l'oogone, sauf un, font retour à l'appareil végétatif (1).

Les seules observations précises dont il y ait lieu de tenir compte sont celles de Strasburger (2) et de Soltwedel (3) ; dans l'albumen des plantes supérieures (*Corydalis cava*, *Leucojum vernum*), plusieurs noyaux peuvent se fusionner : on voit ainsi trois, quatre noyaux ou davantage s'unir en un seul élément nucléaire volumineux à nombreux nucléoles ; la réunion s'opère soit pendant le stade de repos, soit pendant la karyokinèse. *Ces noyaux sont destinés à disparaître avec l'albumen* ; *dans aucun cas, ils ne sont transmis à une nouvelle plante* ; *les fusions nucléaires qui leur donnent naissance ont donc une valeur encore moindre que celles des macronucleus chez les Infusoires.*

Le sac embryonnaire des Phanérogames est le siège d'une fusion de noyaux dont la signification exacte est encore mal déterminée. Longtemps on a cru que la formation de l'albumen avait pour cause et pour point de départ l'union des deux noyaux polaires ; de là un argument d'un nouveau genre contre nos idées sur la sexualité des Champignons supérieurs.

Si on considère, disait-on, la fusion des noyaux dans les Champignons comme un acte sexuel, on doit donner le même nom à l'union des deux noyaux polaires du sac embryonnaire chez les Phanérogames (4).

En 1887, Le Monnier avait bien proposé de considérer l'albumen comme une plante accessoire, indépen-

(1) Oltmanns : *Uber die Entwickelung der sexual org. bei Vaucheria* (Flora, 1895, p. 388).

(2) Strasburger : *Zellbildung und Zelltheilung*, 3e *édition*, *Iéna*, 1880, p. 23.

(3) Soltwedel ; *Frei Zellbildung im Embryosack der Angiospermen* (Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 15, p. 374).

(4) G. Poirault et Raciborski : *Sur les noyaux des Urédinées* (Journal de Botanique, 1895).

dante de la plante mère et associée à l'embryon, pour en faciliter le développement (1) ; dans ce cas, la fusion des noyaux polaires devenait une véritable fécondation; mais au moment où cette critique nous était soumise, bien peu de naturalistes partageaient l'opinion de Le Monnier : la fusion des deux noyaux polaires était considérée comme un phénomène anormal, de nature végétative, et c'est pourquoi l'objection nous était posée.

L'assimilation, même dans ces conditions, n'était pourtant pas susceptible d'atteindre notre découverte : *l'union des deux noyaux polaires ne donne jamais naissance à une plante nouvelle*; *le noyau définitif de l'albumen, loin d'être, comme le noyau sexuel des Champignons, la souche de générations indéfinies, disparaît au bout d'un certain nombre de divisions avec l'albumen lui-même.*

Des découvertes récentes dues à Nawaschine et à Guignard ont montré d'ailleurs que l'albumen doit son origine à une véritable copulation sexuelle.

« Le phénomène essentiel que M. Nawaschine a signalé, et dont j'ai suivi de mon côté toutes les phases, consiste, dit Guignard (2), dans l'existence d'une *double copulation sexuelle* dans le sac embryonnaire : l'une donnant naissance à l'embryon représentant l'organisme définitif, l'autre fournissant l'albumen, sorte d'organisme transitoire qui servira à la nutrition de l'embryon.

« Ces deux copulations ne sont pas entièrement comparables. En effet, dans la première, les noyaux mâle et femelle possèdent l'un et l'autre le nombre de chromosomes réduit qui caractérise les noyaux sexuels ; dans la seconde, au contraire, si l'anthérozoïde apporte de son

(1) Le Monnier : *Sur la valeur morphologique de l'albumen chez les Angiospermes* (Journal de Botanique, t. I, p. 140).

(2) Guignard : *Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes* (Comptes rendus, 1889, t. CXXVIII, p. 869).

côté le même nombre réduit, il en est autrement pour le noyau polaire inférieur tout au moins, car il se forme avec un nombre de chromosomes qui, souvent, paraît environ une fois plus élevé et par conséquent voisin de celui des noyaux végétatifs. Ce qui le prouve, c'est que le noyau secondaire, au moment où il se divise, offre un nombre de chromosomes supérieur à celui qu'il devrait avoir si les noyaux dont il dérive n'avaient eu tous les trois que le nombre réduit caractéristique des éléments sexuels. La première copulation représente donc seule une fécondation vraie ; la seconde, une sorte de pseudo-fécondation. »

En résumé, l'acte sexuel chez les Champignons n'est nullement comparable aux fusions nucléaires anormales qui se produisent entre les macronucleus des Infusoires, en cas de disette ; il n'a aucun rapport avec les fusions nucléaires purement végétatives des noyaux de l'albumen chez certaines plantes ; enfin, nous venons de voir ce qu'il faut penser de la fusion des deux noyaux polaires du sac embryonnaire chez les Angiospermes ; on pourra agiter la question de savoir si la formation de l'albumen est le résultat d'une fécondation vraie ou d'une pseudo-fécondation ; la conclusion ne saurait modifier l'interprétation des phénomènes sexuels chez les Champignons, *où l'œuf donne naissance à une plante normalement constituée.*

Si nous avons rappelé les objections qui précèdent, ce n'est pas à cause de leur importance qui est véritablement nulle ; le fait est reconnu tel par un observateur du plus grand mérite, Wager, qui s'est fait une spécialité de l'étude histologique des Champignons ; dans une étude très approfondie (1), il a négligé d'examiner ces objections ;

(1) Wager: *The sexuality of the Fungi* (Annals of Botany, t. XIII, décembre 189).

nous aurions pu imiter sa réserve, si nous n'avions tenu à déblayer définitivement le terrain de la discussion, de toutes ces broutilles encombrantes et inutiles.

D'autres raisons ont servi au début à combattre nos idées.

2° Les noyaux qui se fusionnent ont une parenté trop rapprochée pour qu'on puisse leur attribuer un rôle sexuel.

Or, la parenté des gamètes dans l'isogamie présente tous les degrés.

L'exemple auquel il faut toujours se reporter en pareil cas est celui des *Spirogyra* ; dans plusieurs espèces, les gamètes se trouvent sur des filaments différents ; dans d'autres espèces, *ils proviennent de deux cellules contiguës* ; enfin, chez certaines, les deux gamètes *se forment dans une même cellule.*

Chez les *Chlamydomonas*, les *Ulothrix*, les *Cladophora*, etc., les gamètes peuvent copuler dans le sporange qui leur a donné naissance : lorsque le nombre des zoospores est peu élevé, comme chez les *Chlamydomonas*, l'œuf est dû à l'union de gamètes qui sont frères ou tout au moins cousins très rapprochés.

On pourrait encore citer les *Basidiobolus*, les *Eremascus*, etc. Dans la parenté des gamètes, on doit considérer séparément celle des noyaux copulateurs et celle du cytoplasme ; si les noyaux sont, comme on l'admet souvent, le support des propriétés héréditaires, c'est leur degré de parenté seul qui présente de l'importance ; or, il ne faut pas oublier que dans les Champignons supérieurs, l'origine différente des noyaux copulateurs est assurée par diverses combinaisons qui ne peuvent être l'effet du hasard.

Chez les Ustilaginées, les Ascomycètes et les Basidiomycètes, la parenté des noyaux qui se fusionnent n'est en aucun cas plus rapprochée que dans les genres *Spiro-*

gyra et *Basidiobolus*, où l'existence de la reproduction sexuelle est admise par tout le monde (1). D'autre part, il est démontré par les observations de Sappin Trouffy, notre élève, que l'origine commune des noyaux copulateurs est très éloignée chez les Urédinées (2).

Le *rajeunissement karyogamique* est donc assuré chez les Champignons supérieurs, d'une façon au moins aussi parfaite que dans beaucoup de cas incontestés de sexualité.

D'un autre côté, il importe peu que les gamètes proviennent du même gamétange.

Nous avons fait déjà remarquer, en effet, qu'il est absolument inutile pour caractériser la sexualité que les gamètes appartiennent à des gamétanges différents : chez le *Chlamydomonas Perty* Gorosch., les gamètes d'un même sporange effectuent quelquefois entre eux la copulation, sans quitter la cellule-mère.

La nécessité d'un rajeunissement cytoplasmique dans l'acte sexuel ne s'impose pas, puisque chez les Infusoires ciliés le rajeunissement karyogamique existe seul ; chez les Champignons, le rajeunissement cytoplasmique serait souvent superflu, car, à chaque instant, en divers points du même thalle ou entre des individus différents, il se produit de nombreuses anastomoses qui amènent un mélange des cytoplasmes aussi efficace que celui qui a lieu dans la fécondation croisée.

3° *La sexualité exige l'union de deux cellules ou gamètes ; chez les Champignons supérieurs, les noyaux sont contenus dans une même cellule, à l'intérieur de laquelle ils se fusionnent.*

Nous avons répondu que l'organe qui renferme les deux

(1) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur la reproduction sexuelle des Basidiomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 119).

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série, p. 59).

noyaux n'est pas en réalité une cellule; chaque noyau, avec le protoplasme qui l'entoure, représente une individualité, une Energide, pour employer l'expression de Sachs; avant la fécondation, deux cellules sont donc en présence, comme dans tous les cas de sexualité (1).

Wager reconnaît le peu de valeur de ces objections :

« *Si*, dit-il, *nous regardons chaque noyau avec son protoplasme comme représentant une unité séparée* (*Energide*), *il nous semble que chez les Urédinées, et peut-être chez les Ustilaginées et les Basidiomycètes, nous pouvons considérer les fusions nucléaires comme indiquant une sexualité presque équivalente à celle du Basidiobolus* (2). »

La conclusion de ce premier chapitre n'est pas douteuse; on nous permettra de laisser encore la parole à Wager :

Il est prouvé, dit-il, *que la fusion des noyaux chez les Champignons n'est pas un simple phénomène végétatif et par là peu important par ces raisons que non seulement il existe avec un caractère général dans tous les groupes de Champignons supérieurs, mais qu'il se produit à un stade défini dans la vie de l'individu et à une période qui précède la formation des spores; il est donc évident que nous avons là un phénomène d'importance considérable dans la vie des Champignons supérieurs* (3).

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, p. 289).

(2) If with Sachs we could regard each nucleus with its protoplasm as representing a separate unity (Energid) it seems to me that, in the Urecineæ at any rate, and possibly in the Ustilagineæ and Basidiomycetes, we might consider these nuclear fusion as indicating a sexuality nearly equivalent to that in *Basidiobolus*. Wager, *loc. cit.*, p. 593.

(3) That this fusion is not merely a vegetative one, and therefore of little significance, is proved by the fact that not only does it occurs generally in all the groups of the higher Fungi, but it takes place at a definite stage in the life history of the individual, and at a period which immediately precedes the formation of spores. To this thereis apparently no exception and it is there fore evident that we have here

C'est aussi l'opinion de Strasburger, qui, dans l'hypothèse d'une différence d'origine des noyaux copulateurs aujourd'hui démontrée, *admettait que cette fusion de noyaux serait comparable dans ses effets physiologiques à une fécondation* (1).

Perrot constate, de son côté (2), que la nature et le rôle des noyaux de la baside sont bien différents de ceux des hyphes, et il est d'avis qu'il faut considérer la fusion des noyaux comme un phénomène sexuel (3).

Puisqu'il est hors de doute que le mode de reproduction que nous avons fait connaître chez les Champignons supérieurs, possède dans la vie de la plante une importance égale à celle de la reproduction sexuelle, pourquoi hésite-t-on à lui donner cette dernière qualification? Cela ne peut s'expliquer que si le phénomène en question diffère par ses caractères de la reproduction sexuelle ordinaire; or, nous allons constater, dans la suite de cette étude critique, que pour décrire les fusions nucléaires chez les Champignons supérieurs et leurs résultats, il est nécessaire d'employer la formule de la sexualité et la définition même de la fécondation.

II

En 1875, O. Hertwig démontre que dans la fécondation du *Toxopneutes lividus*, le noyau du spermatozoïde s'unit

a phenomenon of considerable importance in the life history of the higher Fungi. Wager, *loc. cit.*, p. 591.

(1) Strasburger : *Ueber periodische Reduktion der chromosomen zahl im Entwicklungsgang der organismen* (Biologisch. Centralblat, 1894, p. 864).

(2) A. Perrot : *Kernfrage und Sexualitat bei Basidiomyceten*, Stuttgart, 1897.

(3) Mit Rücksicht hauptsachlich aut die notwendigkeit der Vereinigung der kerne geht meine Ansicht dahin dass man diese kernverschmelzung als Sexualitat wenigstens einfachster Art wohl auffassen kann. *Loc. cit.*, p. 37.

au noyau de l'oosphère pour former le noyau de segmentation (1) ; à partir de ce moment, cette fusion des noyaux est considérée généralement comme le phénomène le plus important et le plus caractéristique de la fécondation.

En 1883, Van Beneden, dans ses admirables recherches sur l'*Ascaris* (2), observe que le nombre des chromosomes de chaque noyau sexuel est moitié moindre que celui des noyaux végétatifs : il en conclut que, dans la reproduction sexuelle, *les noyaux en présence sont des demi-noyaux* ; cette constatation ayant été étendue à un grand nombre d'animaux et de plantes, presque tous les auteurs ont admis que dans la reproduction sexuelle, deux demi-noyaux s'unissaient en un noyau complet.

Il est assez curieux de voir que nos premiers contradicteurs, Poirault et Raciborski, étaient arrivés à émettre l'idée que les deux noyaux qui se fusionnent dans la téleutospore des Urédinées étaient des demi-noyaux : ils les appellent noyaux-conjugués et leur ensemble représente une unité.

L'idée qui a présidé à l'origine de cette interprétation est venue d'une observation inexacte. Poirault et Raciborski avaient été trompés par la division simultanée des deux noyaux de la cellule chez les Urédinées, et ils avaient cru assister à la karyokinèse d'un seul élément nucléaire (3) ; l'erreur fut vite signalée (4), et les deux auteurs, modifiant alors leur première description, n'accordèrent cependant à chaque élément nucléaire que la valeur d'un

(1) O. Hertwig : *Beitrage zur kenntnis der Bildung, Befruchtung und Theilung des tierischen Eies* (Morph. Jahrb, I).

(2) E. Van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Archiv. Biol., IV, 1883).

(3) G. Poirault et M. Raciborski : *Les phénomènes de caryokinèse dans les Urédinées* (Comptes rendus, 15 juillet, 1895).

(4) *Dangeard et Sappin-Trouffy* : Réponse à une note de MM. Poirault et Raciborski (Comptes rendus de l'Académie des sciences, 1er août 1895).

demi-noyau. « Il semble, disent-ils, que dans les Urédinées, nous ayons vraiment affaire à des demi-noyaux représentant à eux deux l'ensemble des propriétés d'un noyau unique et qui, pour cette raison, sont incapables de se diviser séparément, mais forment à eux deux une figure caryokinétique semblable à celle d'un noyau ordinaire. Du moins, jusqu'ici, nous n'avons pas vu un noyau isolé en voie de division (1). »

Depuis ce moment, Sappin-Trouffy a signalé des cas nombreux de karyokinèse pour des noyaux isolés soit dans la spermogonie, soit dans le promycèle (2); d'un autre côté, chez les Ascomycètes, les noyaux sont fréquemment en nombre supérieur à deux.

Si des noyaux se divisent simultanément dans un article, cela n'indique rien au point de vue de leur constitution. Poirault et Raciborski, du fait que deux noyaux se divisent simultanément dans un même article, considèrent ces noyaux comme ne formant qu'une seule unité; si cette conséquence était généralisée, elle conduirait à des résultats singuliers. Nous avons vu, par exemple, dans un sporange de Vampyrelle, dix ou quinze noyaux se divisant simultanément et présentant exactement le même stade : faut-il les considérer comme des noyaux conjugués représentant dans leur ensemble une unité ? Il serait absurde de le prétendre. Ce qui existe chez les Vampyrelle se rencontre fréquemment dans les gamétanges et les sporanges des Chlamydomonadinées : les noyaux s'y divisent en même temps (3).

Il est donc impossible de parler, chez les Champignons,

(1) G. Poirault et M. Raciborski : *Sur les noyaux des Urédinées* (Journal de Botanique, 1895).

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série).

(3) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série).

de demi-noyaux dans le sens *d'un élément nucléaire incomplet* ; on ne pourrait attacher à cette expression que la valeur attribuée dans la fécondation aux noyaux copulateurs en égard au nombre des chromosomes, et alors on se trouve dans les conditions de la reproduction sexuelle, au sens de Van Beneden, Wilson, Hertwig, etc.; aussi Poirault et Raciborski ont-ils modifié peu à peu leur manière de voir primitive. Raciborski n'hésite même plus à reconnaître l'existence d'une véritable reproduction sexuelle chez les Champignons (1).

Van Tieghem a conservé l'idée de demi-noyaux ; il étend même l'interprétation à tous les groupes de Basidiomycètes et d'Ascomycètes (2).

« Le thalle des Basidiomycètes est formé de filaments cloisonnés en cellules, dont chacune a deux noyaux conjugués, ne renfermant l'un et l'autre que la moitié des bâtonnets de nucléine du noyau de la spore primitive, c'est-à-dire deux ; ils doivent être considérés comme des demi-noyaux (3). »

L'acte fécondateur est décrit par lui de la manière suivante : il ne semble lui accorder aucune signification : « Au lieu de produire directement les basides et leurs spores, l'appareil sporifère d'un grand nombre de Basidiomycètes parasites (Puccinie, Uromyce, Tilletie, Ustilage, etc.) donne naissance à des cellules spéciales, qui, après avoir uni en un seul leurs deux noyaux conjugués, se remplissent de matières de réserve en épaississant leur membrane. Puis aux dépens de ces réserves et sans rien emprunter au thalle, ces cellules spéciales germent soit immédiatement après leur maturité, soit le plus souvent après un passage à l'état de vie latente et pro-

(1) M. Raciborski : *Ueber den Einfluss äusserer Bedingungen auf die Wachst. des Basidiobolus ranarum* (Flora, 1896, Bd. 82).
(2) Van Tieghem : *Eléments de Botanique*, t. II, 1898.
(3) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 40.

duisent alors aussitôt chacune une baside avec ses spores. Il ne faut donc pas les confondre avec des spores, puisqu'en germant elles donnent non un thalle, mais simplement une baside ; elles sont comme un arrêt momentané dans le développement, comme un enkystement des basides; nous les nommerons des probasides.

« Qu'elle naisse directement du thalle, ou qu'elle procède d'une probaside, la baside produit ses spores suivant deux modes distincts qui offrent chacun deux aspects différents (1). »

Van Tieghem admet que ces spores reçoivent de la probaside un noyau complet, et il ne nous dit pas à quel moment les noyaux redeviennent des demi-noyaux. On sait pourtant que la réduction chromatique a lieu à la germination de l'œuf, tout au moins chez les Basidiomycètes ; les spores ne reçoivent qu'un noyau à n chromosomes, alors que le noyau sexuel en possède le double.

Rien ne serait plus facile de parler de la reproduction sexuelle des Ptéridophytes et des Phanérogames, sans employer le mot de fécondation, ainsi que Van Tieghem le fait pour les Champignons.

Dans ces plantes, chaque cellule des gamétophytes possède un demi-noyau : à un moment donné, ces demi-noyaux s'unissent en un noyau complet dans une cellule spéciale qui germe immédiatement ou après un passage à l'état de repos ; au bout d'un certain temps, le noyau complet revient à l'état de demi-noyau.

La similitude est complète ; nous n'avons employé ni les mots d'acte sexuel et de fécondation, ni ceux de reproduction sexuelle et de réduction chromatique; nous avons quand même caractérisé la sexualité des Phanérogames.

La description de Van Tieghem vaut une démonstration, bien que ce savant n'accepte point d'en tirer la con-

(1) Van Tieghem, *loc. cit.*, p. 40-41.

clusion naturelle ; elle reconnait dans le cycle d'un Champignon cet état spécial qui résulte de la sexualité ; en dehors de la reproduction sexuelle, on ne comprendra jamais l'existence de noyaux à n chromosomes et de noyaux à $2n$ chromosomes, avec nécessité d'une réduction chromatique, dans une même plante ; *c'est là l'essence même de la reproduction sexuelle, de quelque manière qu'on l'envisage.*

Nous avons, dans notre théorie de la sexualité, expliqué pourquoi les noyaux copulateurs ne sont pas des demi-noyaux (1) ; nos observations sur les Chlamydomonadinées établissent que, dans la reproduction sexuelle, les noyaux qui s'unissent sont des noyaux ordinaires à n chromosomes et que le noyau sexuel est un noyau double à $2n$ chromosomes.

Ces conséquences s'appliquent tout naturellement aux Champignons ; le développement entier de l'espèce s'effectue avec des noyaux ayant le nombre normal n de chromosomes ; comme la réduction chromatique se produit à la germination de l'œuf, le noyau sexuel seul possède $2n$ chromosomes.

La parthénogénèse devrait pouvoir, dans ces conditions, s'obtenir avec la plus grande facilité, comme dans les espèces d'algues étudiées par Klebs (2) ; malheureusement le seul travail qui aurait pu nous fournir sur ce point des résultats intéressants, n'a tenu aucun compte des données nouvelles introduites dans la science.

Matruchot obtient sur des milieux stérilisés le développement complet des carpophores du *Pleurotus ostreatus* (3) ; ceux-ci présentent des déformations et des bourgeon-

(1) P.-A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série).
(2) G. Klebs : *Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen*, Iena, 1896.
(3) Matruchot : *Recherches biologiques sur les Champignons* (Revue de Botanique, t. IX, 1897, p. 81).

nements très remarquables, il était indiqué d'étudier les divers modes de fructification qui se produisent dans ces cultures. Pour avoir négligé complètement les nombreux travaux publiés sur l'histologie des Champignons, pour s'être contenté de simples considérations morphologiques, l'auteur est arrivé à des conclusions qui sont en contradiction absolue avec les faits d'observation courante : d'après lui, « les *basides normales*, les *cystides hyméniaux* à un, deux, trois stérigmates, les *cystides extra-hyménaux* (cellules à pseudo-conidies), et probablement aussi les *conidies* antérieurement décrites de *Pleurotus ostreatus*, doivent être considérés comme des différenciations d'un seul et même élément type (1) », c'est comme si l'on voulait assimiler les conidies et conidiophores d'une Ustilaginée ou d'une Urédinée, avec l'oospore, son promycèle et ses sporidies, sans tenir compte de la signification différente des deux appareils reproducteurs. Aussi Vuillemin, analysant ce mémoire, n'a-t-il pu s'empêcher d'ajouter : « L'auteur tranche un peu vite un problème dont il néglige une donnée essentielle. On peut discuter l'opinion de Dangeard sur la signification des fusions nucléaires dans la baside, mais on ne saurait faire abstraction du fait qui sert de base à ses interprétations. Matruchot n'en tient pas compte, et c'est pour cela que ses conclusions dépassent la portée de ses observations histologiques (2). »

III

Nous arrivons à une dernière interprétation de notre découverte ; entre notre manière de voir et celle qu'on propose, la différence est faible, il faudrait bien peu de chose pour que l'accord fût complet.

(1) Matruchot, *loc. cit.*, p. 100.

(2) Vuillemin : *L'Année biologique*, 3e année, 1897, publiée en 1899, p. 505.

Wager admet que les fusions nucléaires, chez les Champignons supérieurs, ne sont pas probablement morphologiquement sexuelles ; *elles remplacent l'acte sexuel et lui sont physiologiquement équivalentes*, en ce qu'elles communiquent l'activité nouvelle nécessaire à un développement ultérieur (1).

Cette formule, il faut bien le dire, serait de nature à nous donner pleine satisfaction ; qu'il s'agisse, en effet, chez les Champignons, *d'une véritable sexualité ou d'un acte qui la supplée et la remplace*, l'intérêt reste le même; il est même plus grand dans le second cas que dans le premier.

Nous tenons cependant à bien prouver que la reproduction sexuelle des champignons ne diffère nullement dans son essence de celle qui existe à tous les degrés du règne végétal et du règne animal ; il est donc inutile de la ranger dans une catégorie à part, ce qui n'aurait d'autre résultat que de détruire cette merveilleuse unité des phénomènes sexuels, dont la démonstration est une des plus belles acquisitions collectives de la science moderne.

Pourquoi donc Wager, après avoir reconnu l'identité presque absolue des fusions nucléaires dans les Urédinées, les Ustilaginées et les Basidiomycètes, avec le cas incontesté du *Basidiobolus*, n'a-t-il pas osé aller jusqu'au bout et conclure logiquement à la *reproduction sexuelle des champignons*, au lieu d'y voir un *acte physiologiquement équivalent ?*

Les raisons qu'il en donne doivent être examinées par ordre croissant d'importance :

(1) These nuclear fusion, are probably not morphologically sexual, but they replace the sexual act, and are physiologically equivalent to it in that the cell is thereby reinvigorated to further development and this accounts for the continued asexual reproduction of these forms. Wager, *loc. cit.*, p. 597.

1° *Le nombre des noyaux qui se fusionnent semble varier dans les différentes espèces.*

Wager cite à cet égard le *Stropharia stercoraria* avec deux noyaux ou plus, l'*Amanita muscaria* avec deux ou trois (1), le *Mycena galericulata* avec quatre (2) et le *Lepiota mucida* avec six à huit noyaux (3).

En remontant aux sources indiquées, nous verrons s'il y a lieu de tenir compte de ces observations.

Rosen *suppose* que le noyau de la baside du *Lepiota mucida* provient de la fusion successive de 6 à 8 petits noyaux venant des hyphes; pourtant l'étude du *Psalliota campestris* fait naître l'idée que ces noyaux pourraient être renfermés dans la jeune baside; nous allons citer le texte même de Rosen, afin de mieux montrer les hésitations et les doutes de cet auteur (4).

(1) Wager : *On nuclear division in the Hymenomyceles* (Annals of Botany, vol. VII, 1893, p. 489).

(2) Wager : *On the presence of Centrospheres in Fungi* (Annals of Botany, vol. VIII, 1894, p. 321).

(3) Rosen : *Beitrage zur kenntniss der Pflanzenzellen* (Cohn's Beitr. zur Biol. d. Pflanzen, Bd. VI, 1892-93).

(4) Alle die angeführten Gründe sprechen dafür, dass bei Lepiota mucida der Basidienkern durch wiederholte Fusion der Kleinen in der Basidial-hyphe ursprünglich enthaltenen kerne entsteht; 6 oder 8 derselben mogen zur Bildung des grossen basidienkerne zusammentreten. Es ist mir allerdings nicht moglich, diese meine Ansicht streng zu beweisen; es konnte das ja nur durch die directe Beobachtung am lebenden material geschehen, und diese ware, wenn überhaupt, nur bei einer so grosskernigen art wie Lepiota mucida ausführbar. Leider est dieser Pilz nicht haufig und kam mir nur einmal in wenigen Exemplaren zu Handen. Ich intersuchte speciell in Rücksicht auf den in Rede stehenden punckt auch Psalliota campestris, welche mir in allen Entwickelungstadien reichlich zur verfugung stand, und fand hier gleichfalls in den jungen Basidien entsprechende kernpaare: hier finden aber am grund der Basidie einige querwandbildungen statt, und es vare moglich, — uberzeugen konnte ich mich davon nicht, — dass die Mehrzahl der kerne, welche man in jungen Basidien bemerkt in diesen Basalzellen eingeschlossen wurde. So muss ich denn diese micht uninteressante Frage zunachst offen lassen. Rosen, *loc. cit.*, p. 260.

Wager, de son côté, écrit que les noyaux de la baside semblent venir des hyphes; ils sont au nombre de deux dans l'*Agaricus stercorarius*, de deux ou trois dans l'*Agaricus muscarius*; ces noyaux sont plus gros que ceux du mycélium ; ils peuvent provenir par conséquent d'une fusion de deux ou plus de ces derniers ; leur grosseur pourrait être due également à la nutrition plus abondante qu'ils trouvent dans le protoplasme de la baside; ici encore, nous citerons intégralement le texte (1).

Ces observations sur la variabilité du nombre des noyaux de la jeune baside sont *contredites par toutes nos recherches publiées* (2) *ou inédites, s'étendant à un très grand nombre d'espèces réparties au hasard dans tous les genres*; *dans aucune d'elles, le nombre des noyaux copulateurs ne s'est montré supérieur à deux*; *ils sont, dès le début de la formation de chaque baside, séparés des noyaux du mycélium par une cloison.*

Comme les Urédinées et les Ustilaginées appartiennent en réalité aux Basidiomycètes, tous les travaux publiés sur ces deux familles (3) viennent confirmer notre manière de voir : *La reproduction sexuelle des Champignons supérieurs ne met en présence que deux gamètes uninucléés pour constituer l'œuf.*

Au reste, Wager est loin d'être affirmatif ; il se tient

(1) At a very early stage in the development of the basidium, two or more nuclei make their appearance in it. These appear to pass over from the hypha along with the protoplasma. The number of nuclei which thus make their appearance is two in *A. stercorarius*, two or three in *A. muscarius*. These nuclei are larger than the nuclei of the hyphae, and they may have arisen, therefore by fusion of two or more of the latter during their entry into the basidium, or their large size may be due to the superior nourishment to be obtained in the protoplasm of the basidium, as compared with that to be obtained in the hyphæ. *Wager* : on Nuclear Division, *loc. cit* , p. 496.

(2) Consulter les séries 3-6 de la collection du Botaniste.

(3) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Champignons* (Le Botaniste, 3e série, janvier 1894). Sappin-Trouffy, *loc. cit.*, etc.

sur la réserve, bien qu'il cite ses propres recherches : « The number of nuclei wich fuse together appear to vary (1). »

Dans ces conditions, l'objection tombe d'elle-même, puisque, *selon toute vraisemblance, les faits invoqués ne sont pas exacts*; en admettant même qu'on établisse plus tard chez les Champignons l'existence, à titre exceptionnel, de fusions nucléaires multiples, cela n'aurait aucune importance quant à l'interprétation du phénomène : *il existe, en effet, chez les Algues, des exemples dans lesquels le nombre des gamètes qui s'unissent est exceptionnellement supérieur à deux.*

Ce dernier mode de formation de l'œuf a été rencontré dans plusieurs familles de Chlorophycées : Chlamydomonadinées, Botrydiacées, Ulothrichacées, etc.; l'exception devient même la règle dans les *Dasycladus*, si l'on en croit Hartog : chez cette Algue, le noyau de chaque gamète serait formé par la fusion de plusieurs noyaux végétatifs (2).

Personne n'a songé jusqu'ici à considérer ces fusions multiples de noyaux comme une *dérogation à la sexualité*; on pourrait plutôt, semble-t-il, les envisager sous l'aspect d'une *fécondation renforcée*; nous n'avons pas à nous en occuper ici, puisque, manifestement, elles ne se produisent pas chez les Champignons supérieurs.

2° *Le développement de l'oosphère peut, dans certains cas, être obtenu, en l'absence de l'organe mâle, par la fusion de deux noyaux frères; avec les idées actuelles il ne s'agit pas alors de reproduction sexuelle; il y a parthénogénèse.*

Cette objection n'est pas applicable, en fait, à la repro-

(1) Wager : *The Sexuality of the Fungi*. Loc. cit., p. 586.

(2) Hartog : *The alleged Fertilization in the Saprolegnieæ* (Annals of Botany, vol. XIV, p. 454).

duction sexuelle des Champignons supérieurs, puisque les noyaux copulateurs ne sont jamais frères ; mais le seraient-ils exceptionnellement qu'il n'y aurait pas lieu de modifier notre interprétation.

On met en avant comme exemples, d'une part, les Saprolégniacées parmi les Champignons, et, d'autre part, l'*Artemia* parmi les animaux.

La question est très controversée en ce qui concerne les Saprolégniacées. Si l'on en croit de Bary, Marshall Ward, Hartog (1), etc., le tube anthéridien ne s'ouvre jamais dans l'oosphère ; il ne fait que s'appliquer à la surface de l'organe. Trow, de son coté, affirme que, dans quelques espèces tout au moins, il se produit une véritable fécondation résultant du passage d'un noyau mâle à l'intérieur de chacune des oosphères (2); il s'appuie sur les constatations suivantes : *a*) l'oosphère jeune ne contient d'abord qu'un noyau; plus tard, on en trouve deux ; *b*) les deux noyaux se fusionnent en un seul ; *c*) l'arrivée du noyau mâle pénétrant dans l'oosphère a été vue une fois ; *d*) le second noyau de l'oosphère apparaît dans l'oosphère juste avant la formation de la membrane et au voisinage du tube anthéridien. Wager a constaté l'exactitude des observations notées *a*, *b*, *d* ; mais il n'a jamais réussi à voir la pénétration du tube anthéridien dans l'oosphère (3).

On ne sait donc pas encore, à l'heure actuelle, s'il existe chez les Saprolégniacées une véritable fécondation, ou seulement une sorte de parthénogénèse provenant de l'union de noyaux frères.

Le cas de l'*Artemia salina* est plus intéressant ; dans

(1) Hartog : *Cytology of the veg. and repr. Org of the Saprolegniex* (Trans. R. Irish Acad., vol. XXX, 1895).

(2) Trow : *Observations on the Biology and Cytology of a new variety of Achlya americana* (Ann. of Botany, vol. XIII, mars 1899).

(3) Wager: *The sexuality of the Fungi*, *loc. cit.*, p. 579.

cet animal, d'après Brauer (1), le second corpuscule polaire se forme comme à l'ordinaire ; mais au lieu d'être rejeté, il reste à l'intérieur de l'œuf et il joue le rôle de spermatozoïde.

Laissant de côté les Saprolégniacées, puisqu'on ne connaît encore rien de certain à leur sujet, nous pouvons nous borner à discuter le cas de l'*Artemia salina*, qui est d'ailleurs analogue au premier.

Les globules polaires doivent être considérés comme des cellules-sœurs du gamète femelle; l'ovule n'est autre chose qu'un gamétange dans lequel on observe d'ordinaire un avortement et un rejet de tous les gamètes, sauf un qui constitue l'oosphère. Le globule polaire, en l'absence de spermatozoïde, joue donc chez l'*Artemia* le rôle de second gamète par rapport à l'oosphère, et il opère la fécondation (2).

Ainsi compris, ce mode de parthénogénèse n'est qu'une simple modalité de la reproduction sexuelle; s'il excite à bon droit un vif intérêt chez les Métazoaires, c'est à cause de sa rareté et de son importance physiologique; c'est aussi à cause de l'inutilité des organes accessoires chargés habituellement d'assurer la fécondation.

Chez les organismes inférieurs, le même phénomène de parthénogénèse se produit *et l'on n'a même pas songé à le distinguer de la reproduction sexuelle ordinaire.*

Considérons d'abord les *Chlamydomonas*; normalement, l'œuf provient de gamètes nés à l'intérieur de gamétanges différents, comme chez les Métazoaires et la plupart des Chlorophytes ; accidentellement, les gamètes, pour former l'œuf, s'unissent *dans le gamétange qui les a produits*; ce dernier mode de formation de l'œuf est exac

(1) Brauer : *Zur Kenntniss der Reifung der parth. sich ent wick. Eies von Artemia Salina* (Archiv. f. mik Anat., Bd. XIII, p. 162-222, 1893).

(2) E. B. Wilson : *The Cell in development and inheritance*, 1898, p. 202.

tement comparable à ce que l'on appelle parthénogénèse dans l'*Artemia*, *pourtant jamais personne ne lui refusera le caractère de reproduction sexuelle.*

Il en est de même chez un certain nombre de Chlorophycées, mais l'exemple des *Spirogyra* est plus intéressant à cause de l'existence d'un canal de communication qui joue le rôle d'organe copulateur ; dans la plupart des espèces de ce genre, les gamètes sont portés par des individus différents, et ils se réunissent par l'intermédiaire de *l'organe copulateur* ; dans d'autres espèces, les gamètes proviennent de cellules contiguës du même filament avec un *canal de communication rudimentaire* ; enfin chez quelques espèces la *fécondation s'opère dans un même article avec deux gamètes frères.*

La comparaison avec l'exemple de l'*Artemia* s'impose sans discussion ; en réalité, il s'agit incontestablement, dans les exemples que nous venons de citer, d'une *reproduction sexuelle*, avec *fécondation directe* s'effectuant entre *gamètes d'un même gamétange;* ces gamètes peuvent être *frères ou cousins.*

Il est donc parfaitement inutile de chercher dans les cas connus de parthénogénèse un argument contre la reproduction sexuelle des Champignons : Wager l'a, d'ailleurs, compris, puisqu'il admet que les objections précédentes ne justifient pas une conclusion dans un sens ou dans l'autre (1).

En résumé, toutes les raisons invoquées jusqu'ici pour contester la réalité d'une reproduction sexuelle des champignons supérieurs, disparaissent d'elles-mêmes si on les examine avec soin ; nos contradicteurs les plus compétents en conviennent eux-mêmes.

(1) But it seems to me that the evidence before us is not sufficient to enable us to come to any definite conclusion one way or the other. Wager, *loc. cit.*, p. 503.

3° Le dernier argument invoqué contre l'idée de sexualité ordinaire *serait fourni par l'existence d'une première fécondation, chez les Ascomycètes, à la naissance du périthèce* (1).

Rappelons d'abord un peu les faits et les circonstances de notre découverte dans les Ascomycètes.

Dès 1863, A. de Bary attribuait une reproduction sexuelle au *Sphærotheca Castagnei ;* il admettait que la fécondation pouvait s'opérer par le *simple contact* de deux éléments de sexe différent, l'oogone ou ascogone et l'anthéridie ; en présence de l'impossibilité d'étendre ces résultats aux autres espèces d'Ascomycètes, en présence des notions nouvelles sur la sexualité qui démontraient la nécessité d'une fusion de gamètes, la théorie de De Bary était définitivement abandonnée.

En mai 1894 (2), nous annonçons la découverte d'une fécondation chez les Ascomycètes : une fusion de gamètes suivie d'une fusion des noyaux se produit à l'origine de l'asque ; cette fois, les résultats obtenus sont d'accord avec ce que nous savons de l'essence même de la fécondation, et de plus ils s'appliquent à toutes les espèces.

C'est deux ans plus tard que se publient les recherches d'Harper que l'on nous oppose aujourd'hui ; ce savant croit avoir constaté une perforation entre l'anthéridie et l'ascogone du *Sphærotheca*, et une fusion des noyaux de ces deux organes ; il y aurait ainsi une première fusion nucléaire qui serait suivie d'une seconde se produisant à l'origine des asques (3).

(1) A most serious objection to Dangeard's view that it is a true sexual process is found in Harper's observations on *Sphærotheca* and other simple forms of the Ascomycetes. Wager, *loc. cit.*, p. 593.

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes* (Comptes rendus Acad. sc., 1894).

(3) Harper : *Ueber das Verhalten der kerne bei der Frucht. einiger Ascomy.* (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIX, 1896).

Les conclusions d'Harper n'atteignaient en rien l'exactitude même de nos travaux ; mais elles tendaient à leur enlever leur signification exacte : aussi, nous résolûmes d'étudier l'espèce en litige, le *Sphærotheca Castagnei*. Nous arrivâmes à un résultat tel qu'aucune objection n'est possible.

a) *Il n'existe aucune communication entre l'anthéridie et l'ascogone.*

b) *Le contenu de l'anthéridie, avec son noyau, entre de bonne heure en dégénérescence.*

c) *Dans le cas d'ascogone à deux noyaux, il faudrait, si les faits avancés par Harper étaient exacts, une anthéridie vide et dépourvue de son noyau ; or, à ce stade, nous avons trouvé des anthéridies qui possédaient encore leur noyau* (1).

La précision de ces détails n'est pas sans embarrasser Wager qui se voit obligé de supposer gratuitement que, dans l'espèce en question, la sexualité peut exister ou manquer, selon les circonstances ; cette explication est commode, mais elle manque de vraisemblance ; il devient difficile d'expliquer, en effet, pourquoi, dans les milliers d'exemples étudiés par nous, l'anthéridie était toujours en dégénérescence, alors que dans les quelques cas vus par Harper, elle fournissait régulièrement son noyau mâle à l'ascogone.

Beaucoup d'auteurs, à notre place, se contenteraient de dire qu'il n'y a pas à s'occuper des recherches d'Harper relatives à la sexualité des Ascomycètes, attendu que leur inexactitude a été démontrée ; nous serions d'autant plus autorisé à le faire que, depuis la publication de son mémoire et du nôtre, Harper n'est jamais revenu à la charge, que nous sachions, pour maintenir, en face de nos affirmations contraires, ses précédentes conclusions.

(1) P. A. Dangeard : *Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 5e série, 1897).

Nous voulons cependant, pour montrer notre sincérité et notre désir de faire partager notre conviction, accepter la discussion dans l'hypothèse la plus défavorable, celle d'un rôle actif de l'anthéridie.

Il y aurait lieu alors de distinguer chez les Ascomycètes :

1° Des espèces où il n'existe qu'une seule fusion nucléaire, morphologiquement sexuelle ; elle donne directement naissance à l'asque (*Dipodascus*, *Eremascus*);

2° Quelques rares espèces (*Sphærotheca*) chez lesquelles on trouverait deux fusions nucléaires distinctes : la première seule, ayant la valeur d'un acte morphologiquement sexuel, aurait comme résultat la formation d'un ascogone ou de nombreux ascogones ; la seconde fusion donne directement naissance à l'asque ;

3° Dans la grande majorité des Ascomycètes, la première fusion manque et la seconde existe partout à l'origine de l'asque.

On se trouve là en face d'une série d'invraisemblances; l'acte morphologiquement sexuel donne naissance tantot à un asque, tantôt à un ascogone; les mêmes organes se forment tout aussi bien sans l'intervention d'une fécondation ; enfin, la fusion nucléaire qui se trouve à l'origine de l'asque dans toutes les especes, sans exception, n'a pas partout la même signification.

Ces conséquences sont bien de nature à déconcerter l'esprit le plus judicieux ; réussit-on au moins à enlever à la seconde fusion nucléaire son caractère sexuel ? Nullement, et c'est encore Wager qui va le constater, avec son érudition accoutumée.

On ne connait qu'un seul exemple de deux fusions nucléaires successives ; il a été vu — et la chose exigerait confirmation — chez le *Spirogyra crassa* par Chmielewski.

Dans cette espèce, les deux noyaux de chaque cellule

copulatrice se fusionnent dans l'œuf (1); le noyau qui en provient, se divise en quatre par deux mitoses successives; deux des nouveaux noyaux se fragmentent et disparaissent pendant que les deux autres s'unissent pour former le noyau définitif de la zygote.

En comparant entre elles les deux fusions nucléaires des *Spirogyra* et des Ascomycètes, on voit que la fusion des deux noyaux de l'asque possède la même valeur sexuelle que la seconde fusion des noyaux de la zygospore du *Spirogyra*. Wager le reconnait en ces termes qu'il est nécessaire de bien retenir : « Considérée à ce point de vue, dit-il (2), la seconde fusion dans le *Sphaerotheca* serait un *phénomène sexuel* équivalent à celui que représente la seconde fusion nucléaire du *Spirogyra*. »

Ainsi, en se plaçant dans l'hypothèse la plus défavorable, la moins conforme aux prévisions scientifiques, on arrive, en employant les expressions mêmes de Wager, à conclure que la seconde fusion nucléaire des Ascomycètes serait, si elle existait, un phénomène sexuel.

L'observation d'Harper ayant été reconnue inexacte, cette discussion à propos d'une seconde fusion nucléaire qui n'existe pas, peut paraître inutile ; n'oublions pas cependant qu'une situation analogue peut surgir d'un moment à l'autre du fait des Laboulbéniacées et qu'il est bon de pouvoir répondre d'avance à une objection possible.

Ces Champignons se développent en parasites sur certains insectes, les coléoptères en particulier : Thaxter, qui s'est consacré à leur étude, a réussi à augmenter singuliè-

(1) Chmielewski : *Mater. zur Morphologie und Phys. des Sexual processes bei den niederen Pflanzen*, *Charkow*, 1890. Analyse dans le Bot. Centralbl. de 1892.

(2) Looked upon this light, the second nuclear fusion would then be a sexual phenomenon in *Sphærotheca* equivalent to the second fusion in the zygote of *Spirogyra*. Wager, *loc. cit.*, p. 594.

rement le nombre des espèces connues ; on en compte actuellement 160 environ réparties dans de nombreux genres (1).

Le système végétatif est rudimentaire ; la spore est bicellulaire ; en germant, la cellule inférieure fournit une sorte de pédicelle par lequel le Champignon se fixe et se nourrit ; la cellule supérieure donne naissance au « réceptacle » qui produit les organes mâles et femelles, ou parfois les deux ensemble.

Les anthéridies donnent des anthérozoïdes qui résultent d'une formation endogène ou exogène ; ce dernier mode ne se rencontre que chez deux genres aquatiques : *Zodiomyces* et *Ceratomyces*. L'anthéridie simple ressemble à une bouteille munie de son goulot ; le protoplasma renfermé dans le ventre de la bouteille bourgeonne un prolongement qui passe dans le goulot, s'isole et sort sous forme d'un corpuscule nu et non mobile : c'est l'anthérozoïde ; la même anthéridie peut ainsi produire plusieurs centaines d'anthérozoïdes.

L'organe femelle se montre tout d'abord comme un prolongement latéral d'une des cellules du réceptacle qui se divise en une cellule terminale et une cellule subterminale : c'est la première qui par une série de cloisonnements donne naissance au procarpe composé d'un trichogyne fréquemment pluricellulaire, d'une cellule trichophorique moyenne et d'une cellule carpogène inférieure, qui s'entoure des cellules pariétales du périthèce.

Les anthérozoïdes viennent adhérer en grand nombre au trichogyne, *et la fécondation a lieu.*

La cellule carpogène se divise alors en trois cellules superposées, dont la moyenne ou ascogone est seule susceptible d'accroissement ; l'ascogone se cloisonne en

(1) R. Thaxter : *Contributions towards a monogr. of the Labooulbeniaceæ* (Mem. Amer. sc., XII, p. 189-429).

cellules ascogéniques sur lesquelles bourgeonnent les asques ; ces asques renferment quatre spores, rarement huit.

Ce mode de reproduction sexuelle est comparé à celui des Floridées ; pourtant, chez les Floridées, le noyau mâle de l'anthérozoïde copule effectivement avec le noyau de l'oosphère ; les spores qui sont formées par le sporogone tirent leur origine du noyau sexuel ; on se trouve ainsi dans les conditions ordinaires de la sexualité. Chez les Laboulbéniacées, le trichogyne est souvent multicellulaire, les cloisons doivent former un obstacle insurmontable à la pénétration du noyau mâle ; lorsque le trichogyne est unicellulaire, le noyau mâle ne peut arriver à la cellule femelle qu'en traversant la cellule trichophorique tout entière et en perforant la paroi de la cellule carpogène ; rien ne nous permet jusqu'ici de parler de fécondation chez ces plantes, puisque Thaxter n'a même pas réussi à voir le noyau des anthérozoïdes ; on ne peut que souhaiter des recherches plus complètes sur le sujet.

Plusieurs hypothèses peuvent être faites :

a) Les Laboulbéniacées ne sont pas des Ascomycètes ; ces Champignons constituent un groupe indépendant qui a peut-être des affinités avec les Floridées ;

b) Les Laboulbéniacées sont des Ascomycètes ; ils possèdent un mode de reproduction sexuelle particulier.

c) Les Laboulbéniacées sont des Ascomycètes, mais il y a eu erreur sur leur mode de reproduction ; les prétendus anthérozoïdes ne sont que des conidies, et les trichogynes représentent de simples poils de nature végétative ; les asques se forment comme chez les autres Ascomycètes et ont la même valeur.

Le second cas *b* a seul de l'intérêt pour nous. On a déjà tenté, à diverses reprises, de faire revivre la conception de Stahl sur la reproduction des Collémacées (1). Là

(1) Stahl : *Beitr. z. Entw. d. Flechten*, I, Leipzig, 1877.

aussi, il y avait un trichogyne et des anthérozoïdes désignés sous le nom de spermaties ; on trouve une description de ce prétendu mode de reproduction sexuelle dans l'ouvrage de de Bary (1).

L'ascogone est une branche latérale du mycélium qui s'enroule au-dessous de la surface du thalle et se prolonge ensuite à l'extérieur en un trichogyne.

Les spermaties formées dans les spermogonies sont portées au contact du trichogyne et elles opèrent la fécondation ; à partir de ce moment, les cellules de la partie enroulée de l'ascogone se multiplient et augmentent de diamètre ; elles se trouvent entourées par de nombreuses ramifications des filaments mycéliens adjacents et le périthèce se constitue avec sa paroi, ses asques et ses paraphyses.

Cette description pouvait rallier des partisans, lorsqu'on connaissait moins les caractères de la reproduction sexuelle ; aujourd'hui, elle ne mérite même pas qu'on s'en occupe ; elle ne comporte, en effet, ni l'existence des gamètes, ni la possibilité d'une fusion de noyaux, ni la présence d'un œuf.

Nous craignons bien qu'il en soit de même chez les Laboulbéniacées ; nous avons vu, en effet, à quelles difficultés presque insurmontables se heurte la réunion du noyau mâle au noyau femelle de la cellule carpogène; nous ne voyons pourtant pas d'autres cellules que celle-ci qui puisse remplir le rôle de gamète femelle ; en supposant que l'obstacle puisse être franchi et que la fusion nucléaire ait lieu, il n'est pas démontré que le conceptacle qui renferme les spores est un asque et doit son origine à une seconde fusion nucléaire.

Les Floridées ont une reproduction sexuelle qui s'effec-

(1) A. de Bary : Vergleichende *Morphologie und Biologie der Pilze*, Leipzig, 1884.

tue par l'intermédiaire d'un trichogyne ; mais il est démontré maintenant que la première fusion nucléaire n'est jamais suivie d'une seconde, comme on l'avait cru d'abord (1).

La seconde fusion nucléaire des Laboulbéniacées est donc, pour diverses raisons, trop problématique pour qu'on puisse sérieusement s'en préoccuper.

La sexualité, comme nous l'avons établi dans un autre travail, possède partout les mêmes caractères essentiels.

Deux gamètes incapables de continuer isolément leur développement, s'unissent et fusionnent leurs noyaux; il en résulte un œuf qui est le point de départ d'un ou plusieurs individus; le noyau de segmentation est un noyau double à 2 n *chromosomes, il doit tôt ou tard revenir à sa structure primitive par réduction chromatique.*

Tel est l'acte de mariage : pour donner naissance aux gamètes, pour amener leur réunion, les plantes et les animaux ont employé les méthodes les plus variées et les plus différentes ; ces méthodes ne peuvent servir en aucune façon à caractériser la sexualité ; en particulier, il n'importe que la *reproduction sexuelle ait lieu avec ou sans le concours de filaments copulateurs.*

Dans l'*Eremascus albus* (2) et le *Dipodascus albidus* (3), les deux gamètes sont ordinairement portés par des cellules contiguës ; leur réunion constitue l'œuf qui est désigné, dans tout le groupe des Ascomycètes, sous le nom d'asque; toutefois, les deux gamètes, au lieu d'être séparés au préalable par une cloison, se forment assez souvent à côté l'un de l'autre dans un même article. Les deux

(1) F. Oltmanns : *Zur Entwickelungsg. der Florideen* (Bot. Zeit., p. 99, Bd. 56, 1898).

(2) Eidam : *Zur kenntniss der Entw. bei den Ascomyceten* (Beitr. zur Biologie der Pflanzen, vol. III, 1883).

(3) Lagerheim : *Le Dipodascus albidus* (Pringsheim's Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXIV).

modes peuvent ainsi se présenter dans la même espèce (*Eremascus albus*), alors que, chez les *Spirogyra*, ils n'existent que dans des espèces différentes. Il s'agit évidemment de reproduction sexuelle dans les deux cas, et pas plus que chez les *Spirogyra*, il n'y a lieu de parler de parthénogénèse.

Tous les Ascomycètes forment leurs asques de la même manière, avec des gamètes nés le plus souvent à côté l'un de l'autre, sans séparation de membrane ; les noyaux qui se fusionnent sont cousins ou frères comme dans l'*Eremascus*. Les asques germent en donnant naissance à des spores qui sont chacune le point de départ d'un nouvel individu.

Chez quelques rares espèces, on a observé des filaments qui rappellent par leur aspect des rameaux copulateurs ; on ignore s'ils ont servi autrefois à favoriser la réunion de gamètes éloignés ; on sait seulement qu'ils sont devenus actuellement inutiles et que leur *présence n'est même pas constante dans une espèce déterminée* (1).

En admettant qu'ils aient rempli, au début de la formation du groupe, les fonctions d'anthéridies, on est forcé de constater que leur rôle est devenu inutile, *du jour où la réunion des gamètes a été assurée d'une autre manière ;* ces organes ont alors subi une déviation d'ordre végétatif, et dans la grande majorité des espèces, on n'en retrouve même plus aucune trace.

Cette étude dans laquelle nous avons tenu compte de toutes les objections et de toutes les critiques aura, nous en sommes convaincu, un excellent résultat ; elle permettra à ceux qui s'intéressent à nos travaux de nous soutenir efficacement, elle mettra, d'un autre côté, ceux qui voudraient encore les combattre, dans la nécessité de

(1) Mary M. Nichols : *The Morphology and Development of certain pyrenò mycet. Fungi* (Bot. Gazette, vol. XXII, 1896, p. 301).

forger de nouvelles armes ou de renoncer à la lutte ; la science ne pourra qu'y gagner. Wager a montré lui-même que tous les arguments mis en avant contre nos idées étaient usés et dépourvus de valeur ; aucun adversaire ne voudra désormais les reprendre ; le même savant a fait entrevoir que l'existence de deux fusions nucléaires successives chez les Ascomycètes serait peut-être de nature à modifier l'interprétation que nous avons proposée.

Le premier essai en ce sens, celui d'Harper, n'a pas eu de succès : sera-t-on plus heureux avec les Laboulbéniacées? Nous l'ignorons, mais nous avons vu que la chose est peu probable.

On semble croire que la découverte de deux fusions nucléaires successives chez les Laboulbéniacées ou ailleurs suffirait à détruire l'édifice que nous avons élevé à grand'-peine : c'est là une erreur.

Wager, dans l'hypothèse d'une première fusion nucléaire chez le *Sphærotheca Castagnei*, n'hésite pas cependant à attribuer quand même à la seconde fusion une *importance physiologique équivalente à l'acte sexuel;* c'est beaucoup déjà et cependant ce n'est pas assez.

En effet, nos recherches ont révélé *l'existence, chez les Champignons supérieurs, d'un mariage de gamètes qui a tous les caractères essentiels de celui qui est contracté dans la reproduction sexuelle, chez les animaux et les plantes; il fournit à l'œuf un noyau double à 2* n *chromosomes : il entraîne la nécessité d'une réduction chromatique. Les noyaux des gamètes étant d'origine différente, ce mariage assure le rajeunissement karyogamique.*

Le rajeunissement cytoplasmique n'accompagne pas, chez les Champignons supérieurs, la formation de l'œuf : il se produit avant ou après au moyen d'anastomoses entre les filaments du thalle ou entre des individus différents : nous

savons d'ailleurs par l'exemple des Infusoires ciliés que le rajeunissement cytoplasmique peut faire totalement défaut dans la sexualité. Le noyau double de l'œuf est un noyau de segmentation qui est comme partout la souche unique des noyaux des nouvelles générations.

Ce sont là des faits acquis à la science.

Supposons maintenant qu'on découvre chez quelques espèces un premier mariage s'effectuant selon toutes les règles de l'étiquette ; l'élément mâle est fourni par une anthéridie; il est introduit dans la chambre conjugale par un trichogyne complaisant ; la fusion des noyaux a lieu, et ce premier mariage présentera toutes les garanties de légalité désirables.

On sera forcé alors de constater que ce premier mariage est impuissant à assurer la reproduction de la plante ; celle-ci contracte un second mariage de gamètes extra-légal si l'on veut, mais alors que le premier était insuffisant, ce second mariage est au contraire fécond ; il donne naissance à des enfants, comme s'il s'agissait d'un ménage des plus réguliers : finalement, presque toutes les espèces reconnaissant l'inutilité du premier mariage s'en dispensent et se contentent du second.

Voilà exactement la situation qui serait faite aux Champignons supérieurs, si certaines espèces d'Ascomycètes présentaient une double fusion nucléaire : alors, si on persistait à ne pas comprendre le second mariage dans la reproduction sexuelle, il faudrait le considérer comme un *acte équivalent*.

Nos travaux, avec leur interprétation naturelle, ont eu comme résultat de combler une lacune de la science, importante il est vrai ; mais, si on arrivait à faire prévaloir la seconde interprétation, celle de Wager, l'intérêt serait beaucoup plus considérable : il s'agirait d'un phénomène nouveau qu'on pourrait mettre en parallèle avec la reproduction sexuelle tout entière ; c'est d'ailleurs ce qu'a fait

Percy Groom qui désigne ce second mariage sous le nom de *deuterogamy* (1).

Notre ambition ne va pas si loin : la ressemblance entre les deux actes est trop complète pour qu'on puisse jamais, à notre avis, ni les séparer sous des dénominations différentes dans le présent, ni leur chercher une genèse spéciale dans l'évolution.

(1) Percy Groom : *On the fusion of nuclei among Plants : A. Hypothesis* (Transactions and Proceedings of the Botanical Society of Edingburgh, décembre 1898).

ÉTUDE DE LA KARYOKINÈSE

CHEZ LA

VAMPYRELLA VORAX CNK.

Par P.-A. DANGEARD

Les Vampyrelles évoquent dans l'esprit les conceptions d'Haeckel : ces organismes faisaient en effet le plus bel ornement du règne des Protistes, de ces Monériens qui, par la simplicité de leur structure et par l'absence de noyau, établissaient, croyait-on, la transition avec le règne inorganique. L'idée du passage graduel de la substance inanimée informe, à la matière vivante, au protoplasme, soutenue avec talent par le grand philosophe d'Iéna, a rencontré beaucoup d'adeptes.

Cependant, si la science nous montre une évolution incontestable de la substance vivante, elle ne nous dit rien sur l'origine de celle-ci ; dans une Vampyrelle, la vie se manifeste aussi complexe que dans la cellule d'un vertébré ou dans celle d'une plante phanérogame ; elle l'est même davantage en un sens, puisque les fonctions n'y sont pas spécialisées. Pour nous renfermer dans les limites de cette étude, nous pouvons nous borner à établir l'existence chez les Vampyrelles d'une organisation cellu-

laire perfectionnée comportant non seulement la présence de noyaux, mais encore le fonctionnement régulier des phénomènes de karyokinèse.

Partie descriptive.

Nous avons exposé tout récemment le résultat de nos observations sur la division du noyau chez les Amibes (1); l'idée nous est venue de faire le même travail pour les Vampyrelles.

L'espèce qui nous a servi dans cette recherche est la *Vampyrella vorax*; elle a été découverte en 1865 par Cienkowski qui la décrivit en compagnie de deux autres espèces : *V. Spirogyrae* et *V. pendula* (2); son développement étant bien connu, notre attention pouvait se porter presque exclusivement sur le mode de division des noyaux.

Il s'agissait tout d'abord de rechercher à quelle phase du développement se multiplient les éléments nucléaires.

Le cycle complet d'une Vampyrelle se compose d'une période d'activité et de mouvement, interrompue par des intervalles de repos.

Pendant la période active, la *Vampyrella vorax* se montre sous l'aspect d'une grosse amibe, colorée en jaune rougeâtre, qui se déplace rapidement au moyen de longs pseudopodes filiformes; sa grosseur et sa forme varient beaucoup. Fréquemment, son cytoplasme s'étend en une nappe mince qui devient presque transparente ; il présente une structure réticulaire ou vacuolaire qui se reconnaît facilement à l'orientation des granules ; d'après Zopf, on y rencontrerait des corpuscules de paramylon.

(1) P.-A. Dangeard : *Etude de la karyokinèse chez l'Amoeba hyalina* (Le Botaniste, 7e série, p. 49, février 1890).

(2) Cienkowski : *Beiträge zur Kenntniss der Monaden* (Arch. f. mikr. Anat., I, 1865).

Ces amibes peuvent, à cet état de liberté, se multiplier par division ; le corps s'allonge aux deux extrémités ; les pseudopodes effectuent une traction en sens contraire et la séparation des deux moitiés finit par devenir complète, au bout d'un temps plus ou moins long.

La formation de plasmodes se produit fréquemment ; deux individus s'unissent en un seul ; et comme cette conjugaison peut se répéter un certain nombre de fois, il arrive que certains plasmodes atteignent des dimensions relativement considérables. Le fait que la conjugaison ne s'exerce pas indifféremment entre tous les individus qui se rencontrent, est de nature à faire attribuer à cet acte une signification spéciale : c'est ce que nous considérons comme de l'autophagie primitive, par opposition à l'autophagie sexuelle ordinaire.

Les amibes ou les plasmodes englobent dans leurs mouvements diverses algues dont elles font leur nourriture ; ce sont des Diatomées, des Conjuguées, des Chlorophycées, etc. Pour achever plus commodément la digestion de ces algues, le cytoplasme rétracte ses pseudopodes et entre ainsi, avec la formation d'un sporange, dans la période de repos.

Ces sporanges ont une taille qui varie dans les mêmes proportions que celle des amibes et des plasmodes ; leur forme dépend en grande partie de la configuration des algues ingérées ; les uns sont sphériques, les autres sont irrégulièrement allongés ou renflés ; leur membrane est lisse et incolore : elle est de nature cellulosique et bleuit par l'action successive de l'iode et de l'acide sulfurique ; le cytoplasme forme une couche pariétale plus ou moins épaisse, limitant une grande cavité centrale dans laquelle se trouvent inclus les aliments.

Plus tard, le contenu du sporange se divise en un certain nombre d'amibes (2-6) qui sortent séparément au travers de la membrane en divers points à la fois ; elles aban-

donnent à l'intérieur du sporange les résidus de la digestion.

La formation des sporanges n'est pas liée nécessairement à la présence d'aliments et à leur digestion : nous avons signalé autrefois une observation démonstrative à cet égard : en conservant cette espèce dans une cellule humide, on la voit fréquemment former des sporanges, sans qu'il y ait à l'intérieur de ceux-ci aucune sorte de substance nutritive.

La période d'activité qui suit la germination des sporanges se termine parfois par une production de kystes : ces kystes ont un diamètre de 25 à 30 μ. Le protoplasme des amibes se débarrasse au préalable de ses inclusions ; il s'entoure d'une première membrane, puis se contracte et se recouvre d'une seconde membrane plus épaisse, abandonnant, dans l'intervalle des deux, quelques résidus de la digestion : ces kystes germent au bout de plusieurs mois ; ils donnent naissance, comme les sporanges, à plusieurs amibes (1).

Nous avons inutilement cherché des divisions du noyau à l'intérieur des amibes et des plasmodes : il se pourrait que les figures karyokinétiques fussent rendues méconnaissables par les mouvements du cytoplasme ou par les contractions qu'il éprouve sous l'influence du réactif fixateur ; mais il nous paraît plus naturel de supposer que ce sont les mouvements du cytoplasme pendant la locomotion qui sont incompatibles avec les phénomènes de mitose. Quoi qu'il en soit, nous n'avons rencontré la karyokinèse que dans les sporanges : c'est là que nous avons réussi à en fixer les principaux caractères.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs*, thèse, 1886, p. 10.

La karyokinèse.

Dans un mémoire précédent publié en 1890, nous avons établi la structure des noyaux de la *Vampyrella vorax* (1).

« Dans les sporanges où la digestion est déjà presque terminée, le protoplasma forme une couche assez dense qui tapisse intérieurement la paroi : le centre du sporange est occupé par du liquide qui baigne les aliments ou leurs résidus : c'est dans la couche pariétale que se trouvent les noyaux ; ils sont dispersés assez régulièrement (fig. 11, a, *b*, *c*) ; le protoplasma forme un grand nombre de mailles, circonscrivant des espaces vacuolaires ; dans les mailles, se trouvent un grand nombre de petites granulations ou microsomes. Les noyaux se trouvent à l'intersection des mailles (fig. 11, *c*) ; ils sont très petits ; leur diamètre est généralement inférieur à 2 μ ; il atteint quelquefois cependant jusqu'à 3 μ : ce noyau est nucléolé, et sur les gros noyaux, le nucléole se détache bien ; il est arrondi, riche en chromatine, comme l'indique la coloration intense qu'il prend au contact de l'hématoxyline ; une petite zone de protoplasma l'entoure : cette zone reste généralement incolore ; il n'est pas rare cependant de la voir se teinter uniformément sous l'action du colorant : son contour externe est alors d'une grande netteté et se détache bien du protoplasma cellulaire. »

Cette description est celle du noyau à l'état de repos ; ce noyau se retrouve avec ces mêmes caractères dans les amibes et dans les kystes.

Le nombre des noyaux d'un sporange varie dans les limites les plus larges : ainsi, nous avons rencontré un sporange qui ne renfermait que quatre noyaux, alors que d'autres en renfermaient plus d'une centaine.

(1) P.-A. Dangeard : *Contribution à l'étude des organismes inférieurs* (Le Botaniste, 2e série, p. 33).

En général, un organisme quelconque, qu'il soit de nature végétale ou animale, que son organisation soit simple ou complexe, revient à la structure d'une cellule uninucléée : cette cellule est une amibe, une zoospore ou un œuf : il y a là un rappel évident de la forme ancestrale qui se produit régulièrement à des intervalles déterminés. Chez les Vampyrelles, il existe probablement une exception à cette règle, puisque les amibes, les plasmodes et les sporanges renferment plusieurs noyaux ; il ne reste donc que les kystes, encore trop incomplètement étudiés, qui pourraient nous ramener d'une manière régulière à la cellule uninucléée ; le fait d'avoir rencontré des sporanges à quatre noyaux seulement, alors que d'autres en possèdent plus d'une centaine, montre clairement que la réduction peut aller jusqu'à l'unité ; mais s'il se produit parfois des amibes à un seul noyau chez la *Vampyrella vorax*, il nous est impossible jusqu'ici de faire entrer cette réduction dans le cycle normal du développement, ainsi que la chose a lieu dans les autres groupes.

Lorsqu'on étudie les phénomènes de mitose chez les Vampyrelles, on est frappé de la régularité avec laquelle tous les noyaux évoluent : ces éléments se trouvent tous au même stade ; ils présentent tous en même temps les modifications qui caractérisent la prophase et l'anaphase. On ne saurait mieux les comparer qu'à des soldats faisant l'exercice : au commandement, tous les mouvements se font avec une précision mathématique ; chaque homme a pourtant son individualité ; il agit avec sa propre volonté ; mais celle-ci est soumise à celle du chef. En voyant manœuvrer tous les noyaux d'une Vampyrelle, il est bien difficile de ne pas admettre qu'ils reçoivent une impulsion commune venant du cytoplasme.

La *prophase* comprend toutes les modifications que subit le noyau, à partir de l'état de repos jusqu'à la formation de la plaque equatoriale ; l'*anaphase* comprend tous les

changements qui se produisent ensuite, jusqu'à la constitution des deux noyaux-frères et leur passage à l'état de repos.

A) *La prophase.*

Dans la prophase, c'est le *mode de différenciation des chromosones* qui présente le plus grand intérêt.

Les noyaux du sporange des Vampyrelles sont espacés régulièrement dans la couche pariétale de cytoplasme : leur volume augmente ; le nucléole prend à l'intérieur de la cavité nucléaire une importance de plus en plus grande ; il arrive à former un gros corpuscule chromatique, entouré par une zone de nucléoplasme incolore ; le nucléole, à ce moment, est encore homogène et dense, et la membrane nucléaire est nettement délimitée (fig. 1, Pl. IV).

Le nucléole subit alors un changement dans sa forme et une modification dans sa substance ; il s'aplatit, ce qui amène ordinairement comme conséquence une déformation analogue du noyau tout entier ; vus de profil, ces nucléoles se présentent sous l'aspect de gros bâtonnets (fig. 2-3, Pl. IV) ; en réalité, ils constituent un disque épais qui en s'amincissant va devenir la plaque équatoriale. Le disque cesse bientôt d'être homogène ; à sa périphérie, apparaissent des granules qui sont les chromosomes ; nous en avons compté huit environ ; mais comme la substance de la plaque continue d'être chromatique, la distinction des chromosomes offre une grande difficulté (fig. 4, Pl. IV).

Il est incontestable que les chromosomes se forment dans le nucléole, au milieu d'une substance chromatique qui semble tout d'abord homogène ; mais il nous est impossible d'indiquer à quel état ces éléments se trouvent dans le nucléole et de quelle façon ils s'individualisent. On est malheureusement tout à fait dans la situation d'un spectateur qui assisterait à la représentation d'une pièce, dans une salle dont toutes les lumières seraient

éteintes ; peu à peu, l'obscurité devenant moins épaisse, l'observateur entrevoit confusément un certain nombre d'acteurs qui sont les chromosomes ; mais il ignore totalement d'où ils viennent et ce qu'ils ont fait au premier acte.

Le résultat obtenu, bien qu'il soit incomplet, n'en est pas moins intéressant : il confirme ce que nous avions déjà signalé chez l'*Amoeba hyalina* : *les chromosomes, au moment où ils s'individualisent, se trouvent dans la masse chromatique du nucléole.*

La partie du disque chromatique qui n'entre pas dans la formation des chromosomes, *donne le plancher de la plaque équatoriale.*

Le fuseau achromatique se forme de la manière suivante :

Le noyau, pendant toute la prophase, conserve sa membrane ; elle est à double contour et très nette ; le fuseau est donc exclusivement d'origine nucléaire. Nous avons vu que le noyau subit un aplatissement correspondant à celui du nucléole ; la plaque équatoriale occupe ainsi le grand diamètre du fuseau, mais elle n'arrive pas à toucher sur ses bords la membrane nucléaire.

La cavité nucléaire était remplie au début d'un nucléoplasme incolore : c'est lui qui donne le fuseau ; mais il continue à rester achromatique, et c'est avec peine que l'on distingue quelques stries qui partent de la plaque équatoriale pour se diriger vers les deux pôles (fig. 3, Pl. IV).

Au moment où le fuseau se constitue, on aperçoit aux pôles un corpuscule sphérique, réfringent et achromatique qui a tous les caractères d'un centrosome : nous nous sommes assuré d'une façon certaine qu'il est toujours situé en dedans de la membrane ; il est donc d'origine nucléaire, mais il nous est impossible de dire s'il provient du nucléoplasme ou s'il est sorti à la prophase

du nucléole lui-même. Nous devons à la vérité de dire que nous n'avons jamais réussi à voir ce corpuscule aux deux pôles d'un fuseau à la fois; mais cela tient, pensons-nous, aux conditions mêmes de l'observation: lorsqu'un des centromoses est situé de telle manière qu'on puisse le voir nettement, le second se trouve masqué. Dans certains sporanges, plus de la moitié des noyaux en division nous ont montré ce corpuscule : étant donné la difficulté de voir un élément aussi petit, nous pouvons admettre que sa présence est constante.

En résumé, dans la karyokinèse de la *Vampyrella vorax* : 1° les *chromosomes prennent naissance dans le nucléole* : 2° *celui-ci fournit en outre le plancher chromatique de la plaque équatoriale* ; 3° *le fuseau se forme aux dépens du nucléoplasme, qui reçoit à cet effet du nucléole une certaine quantité de chromatine* ; 4° *il existe aux pôles du fuseau un corpuscule qui peut être assimilé à un centrosome*.

La part prise par le nucléole dans la constitution du fuseau ressort nettement de la diminution de volume qu'il subit; le disque de la plaque équatoriale avec ses chromosomes ne représente en effet qu'une fraction du volume total du nucléole.

B) *L'anaphase.*

L'anaphase nous fait assister au dédoublement de la plaque équatoriale et des chromosomes ; mais la petitesse de ces derniers ne permet d'apercevoir aucun détail ; on a simplement la sensation d'une ligne brisée qui se fend en deux autres identiques (fig. 5, Pl. IV).

C'est à partir de ce moment que la membrane nucléaire disparaît et que le cytoplasme arrive peu à peu au contact du fuseau.

Ce dernier ne tarde pas à se montrer sous la forme de

tonnelet; ce tonnelet est très allongé, les deux plaques chromatiques sont reliées par du nucléoplasme finement strié dans le sens de la longueur (fig. 6, Pl. IV); chaque plaque chromatique a la structure de la plaque équatoriale; mais les chromosomes y sont moins distincts, et l'on serait porté fréquemment à croire que leur nombre a diminué; cela tient sans doute à ce qu'ils s'unissent ou s'accolent; vues de profil, ces plaques ont une tendance à s'incurver en dehors en forme de verre de montre. L'ensemble du tonnelet lui-même est assez fréquemment recourbé légèrement, comme s'il avait rencontré aux deux extrémités une certaine résistance à son expansion totale; on retrouve facilement, sur la plupart des tonnelets, le corpuscule dont il a déjà été question, il occupe l'un des pôles, et ses caractères ne se sont pas modifiés; la membrane nucléaire ayant disparu, il se trouve à la limite du cytoplasme; mais ce dernier ne montre aucune trace de radiations quelconques; le cytoplasme n'a subi aux pôles aucune modification appréciable.

La reconstitution des noyaux-frères a lieu de la manière suivante:

Dans chaque disque chromatique, les chromosomes se sont fondus (fig. 7, Pl. IV); mais de très bonne heure, on aperçoit dans la substance colorable de ces disques (fig. 8-9, Pl. IV) deux points plus chromatiques; pendant que la substance du tonnelet revient par moitié aux deux noyaux, ceux-ci reprennent leur forme sphérique; il nous a semblé que cette substance s'incorpore directement à celle du disque, quand celui-ci s'arrondit.

Le noyau se sépare alors par une membrane du cytoplasme environnant et chacun des deux points chromatiques grossit; on rencontre divers aspects: tantôt les deux globules colorables sont de même grosseur et tantôt ils sont de taille très inégale; quelquefois, il en existe trois dont l'un plus gros; finalement, on ne trouve plus au

centre du noyau qu'un seul nucléole qui provient de la fusion de ces divers globules chromatiques (fig. 9, Pl. IV).

Le nucléoplasme, qui était d'abord assez sensible aux réactifs, le devient de moins en moins à mesure que la chromatine s'accumule dans le nucléole.

L'interprétation de ces diverses modifications est fort délicate : ceux qui sont partisans de la permanence des chromosomes verront dans les globules chromatiques qui forment le nouveau nucléole, le substratum qui permet à ces éléments de conserver leur individualité d'une mitose à l'autre. L'irrégularité de ces granules n'est pas en faveur de cette hypothèse, et le nouveau nucléole semble plutôt résulter d'une condensation de la chromatine du nucléoplasme ; il semble bien, d'un autre côté, que le nucléole n'est que du nucléoplasme plus condensé, puisqu'on voit dans la mitose les deux substances passer de l'une à l'autre ; mais quel est le sort des chromosomes ? S'ils sont permanents, il faut admettre qu'ils deviennent invisibles dans le nucléoplasme au moment de la reconstitution des nouveaux noyaux et qu'ils sont incorporés plus tard dans le nucléole de nouvelle formation ; si on les considère comme des éléments transitoires, la solution est plus simple : ce sont des corps formés de toutes pièces par le nucléole, au moment de la prophase.

PARTIE THÉORIQUE.

Les conclusions que l'on peut tirer de cette étude sont de deux sortes : les unes s'appliquent aux phénomènes de karyokinèse, les autres intéressent la position systématique des Vampyrelles et leurs affinités.

I

A. — Nous nous demanderons tout d'abord quel est le facteur qui donne le signal de la division nucléaire : appar-

tient-il au noyau, ou bien est-il au contraire de nature cytoplasmique ? Les deux opinions sont soutenues avec une égale ardeur par les histologistes, ainsi qu'on le verra par la citation suivante empruntée à l'un d'eux : « Pour Van Beneden, Boveri et leurs nombreux partisans, ce sont les sphères attractives ou archoplasmiques qui non seulement donnent le signal de la division, mais qui sont seules actives dans le phénomène. Ce sont elles, en effet, qui font tout : elles produisent l'aster, le fuseau, elles ramènent les bâtonnets vers les pôles ; le restant du protoplasme, dit Boveri, est passif et subit l'étranglement final qui achève la segmentation. Le noyau l'est tout autant, il ne se divise pas, ajoute Boveri, il est divisé. Pour ces auteurs c'est donc une portion différenciée du cytoplasme qui est l'agent actif unique de la division ; le noyau n'y est pour rien ; il se laisse faire.

« Ces idées ne sont pas nouvelles. Elles ne sont au fond qu'une réminiscence habillée de neuf du kinoplasme de Strasburger, et Strasburger n'avait fait lui-même que spécifier davantage l'opinion, généralement reçue alors, que l'impulsion à la division émanait du cytoplasme. »

« Nous avons toujours combattu cette opinion, dit Carnoy. Déjà en 1885, la Cytodiérèse revendiquait ce privilège pour le noyau : c'est lui qui entre le premier en activité, c'est lui qui forme le fuseau, et c'est sous son influence directe que le cytoplasme entre en mouvement pour former les asters ; il élabore lui-même la plaque fusoriale ; le cytoplasme intervient seulement pour former la plaque complétive. Les rôles, selon nous, étaient donc renversés, le noyau était le *primum movens* et le principal agent de la division cellulaire.

« Mais ces vues ne pouvaient prévaloir. L'engouement que suscitèrent bientôt les sphères attractives ferma les yeux ou les dirigea d'un autre côté. Il fallut attendre jus-

qu'à la publication du travail de Demoor (1). Les expériences de ce savant, confirmées par d'autres plus récentes, rappelèrent heureusement l'attention sur elles. Néanmoins, le rôle du noyau est toujours relégué à l'arrière-plan par les auteurs modernes.

« Bien à tort cependant. Car les phénomènes que nous avons décrits chez les *Ascaris* montrent à toute évidence que le noyau joue un rôle prépondérant dans la segmentation, il en est l'initiateur et le facteur principal, sinon exclusif. Il suffit, pour le prouver, de rappeler les faits que nous connaissons. C'est le noyau qui forme le corpuscule de division. Or, c'est ce corpuscule qui met toute la cellule en mouvement. A peine sorti de sa demeure, il devient le centre d'une double irradiation : l'une qui a son siège dans le cytoplasme et qui produit l'aster ; l'autre qui se manifeste dans le caryoplasme et qui produit le fuseau. Ensuite les phénomènes qui se passent dans le fuseau pendant toute la cinèse doivent aussi lui être attribués : tels sont la formation de la couronne équatoriale, sa dislocation, le retour des deux bâtonnets vers les pôles. Nous avons vu, en effet, que le noyau, sous la forme de fuseau, conserve toute son autonomie au sein de la figure ; jamais les filaments des asters ne s'y mêlent, ni ne viennent s'attacher aux bâtonnets pour les remorquer vers les pôles. S'il y a des filaments à ce destinés, ce sont des filaments du fuseau, qui appartiennent au noyau par conséquent.

Enfin le fuseau forme lui-même la portion de la plaque cellulaire qui lui correspond, la plaque fusoriale : le cytoplasme n'intervient que pour la portion qui le concerne, la plaque complétive. Les expériences de Demoor ont mis ce dernier fait en toute évidence. La segmentation est donc bien l'œuvre du noyau.

(1) Demoor : *Contribution à l'étude de la physiologie de la cellule* (Arch. Biol., XIII, 1894).

Parmi les éléments du noyau, ce sont évidemment les corpuscules qui sont le *primum movens* et les facteurs immédiats de la segmentation, ils sont éminemment des *organites de division* (1). »

Ainsi pour beaucoup d'auteurs, le *primum movens* de la segmentation est représenté par les sphères attractives ou archoplasmiques ; pour Carnoy et Lebrun, ce sont des corpuscules d'origine nucléaire.

L'étude du sporange des Vampyrelles est de nature à fournir quelques éclaircissements à cette question si controversée.

En plaçant à l'intérieur du noyau le *primum movens* de la karyokinèse, il est déjà difficile d'expliquer la division simultanée des deux noyaux dans un article d'Urédinée (2) ; cependant, on peut à la rigueur soutenir que ces noyaux étant du même âge, étant placés dans des conditions identiques, doivent passer exactement par les mêmes stades. Lorsqu'il s'agit de quatre, huit ou seize noyaux, comme dans les gamétanges du *Chlorogonium euchlorum* (3), la raison invoquée tout à l'heure subsiste encore, mais elle devient moins satisfaisante ; elle perd sa valeur lorsqu'on envisage le sporange des Vampyrelles.

Ici, les noyaux n'ont pas le *même âge* ; ils proviennent *d'individus différents*, puisque ce sont des plasmodes qui forment les sporanges ; ils sont parfois *très nombreux*, ils sont *éloignés* les uns des autres. Comment expliquer la simultanéité de la division et la concordance entre les divers stades de la prophase et de l'anaphase en plaçant

(1) J.-B. Carnoy et H. Lebrun : *La fécondation chez l'Ascaris megalocephala* (La Cellule, t. XIII, 1er fascicule, p. 173-174).

(2) Sappin-Trouffy : *Recherches histologiques sur les Urédinées* (Le Botaniste, 5e série).

(3) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série, p. 96).

le *primum movens* à l'intérieur de chaque noyau ? Cela nous semble impossible.

Ce n'est pas du noyau que doit partir le signal de la karyokinèse, contrairement à l'opinion de Carnoy ; mais ce n'est pas davantage des sphères attractives, ainsi que l'admettent Van Beneden, Boveri et un grand nombre d'autres savants ; car les objections qui s'appliquaient tout à l'heure à un facteur d'origine nucléaire, ont tout autant de force s'il s'agit d'*éléments figurés* de nature cytoplasmique, associés à chaque noyau : la coordination ne peut être obtenue que par un agent unique qui réside dans le protoplasme et agit à la fois dans toutes ses parties.

On se trouve ainsi conduit à penser que le *primum movens* de la karyokinèse dépend d'un *état particulier* du cytoplasme, d'une réaction s'effectuant dans sa masse, peut-être d'une sécrétion ; la substance active est liquide ou gazeuse, elle agit au travers de la membrane nucléaire et réveille l'énergie latente des divers éléments du noyau.

Nous avons comparé les noyaux du sporange des Vampyrelles à des soldats faisant l'exercice sous la direction d'un chef qui assure la régularité des mouvements : il transmet des ordres qui sont exécutés avec précision. Dans la karyokinèse, le commandement vient du cytoplasme ; mais, dans notre pensée, les divers éléments nucléaires ne sont pas réduits à un rôle passif : dès le début de nos études sur la karyokinèse, nous avons combattu cette opinion pourtant très répandue.

Poursuivant jusqu'au bout notre comparaison, nous voyons que les soldats exécutent l'ordre reçu par des mouvements qui leur sont personnels, bien que l'ensemble offre aux yeux du spectateur une précision mathématique ; de même, à notre avis, lorsque l'état particulier du cytoplasme auquel nous avons fait allusion commande la karyokinèse, chaque noyau entre en activité ; les divers

éléments, chromosomes, nucléoplasme, effectuent des mouvements qui résultent de leur activité propre et qui restent néanmoins concordants d'un noyau à l'autre.

On voit bien approximativement que cette action du cytoplasme est liée aux phénomènes de nutrition et d'assimilation : c'est dans la soirée et dans la nuit que les cellules des plantes vertes effectuent leurs mitoses ; c'est à la fin de la digestion que les divisions nucléaires se produisent dans bon nombre de *Protozoaires*, de *Protophytes*, et en particulier dans les sporanges de notre Vampyrelle ; mais à côté de cela, nous trouvons des cellules comme celles des *Saccharomyces* qui sont constamment en division, si on leur fournit l'aliment voulu ; d'un autre côté, d'autres cellules comme bon nombre de celles qui entrent dans la composition du corps humain resteront des années avec un noyau à l'état de repos, alors que les organes génitaux sont le siège d'une prolifération extraordinairement active.

L'idée que le cytoplasme provoque le début de la karyokinèse au moyen d'une substance liquide, diffusible, pourrait, dans une certaine mesure, expliquer les effets ordinaires du parasitisme ; aux endroits occupés par un champignon, on observe fréquemment des hypertrophies considérables ; à quoi attribuer cette fréquence des mitoses dans des organes ordinairement passés déjà à l'état de repos, sinon à une substance diffusée par le parasite dans les tissus de l'hôte ? N'existe-il point une relation entre cette substance qui agit dans la karyokinèse et celle qui fait la valeur des divers sérums ?

Ce sont là considérations trop théoriques, nous le savons : *aussi bornons-nous à constater que la division simultanée des noyaux du sporange chez les Vampyrelles ne peut s'expliquer que par une action directe du cytoplasme sur le noyau ;* cette action ne s'exerce pas au moyen d'éléments figurés distincts ; *elle est liée à un état particulier*

du cytoplasme existant dans toute sa masse; on ne saurait, pour le moment, préciser davantage.

B. — *Centrosomes et sphères attractives.* Les formations que l'on trouve aux pôles du fuseau dans la karyokinèse des Protozoaires sont de nature assez variable.

Schewiakoff a vu chez l'*Euglypha alveolata* aux deux pôles du fuseau de petits amas coniques de protoplasma entourés d'un aster rudimentaire (1).

Des corpuscules polaires de diverses formes ont été signalés chez les Infusoires, les Eugléniens et les Rhizopodes.

Le macronucléus du *Spirochona gemmipara* (2) et celui du *Kentrochona Nebaliæ* (3) présentent lors de leur division des amas polaires, endplatten ou polplattes, qui ont un assez grand développement ; ils proviendraient d'un gros nucléole qui existe dans le noyau à l'état de repos. Le même phénomène se produit, d'après Hertwig, dans la division du micronucléus chez le *Paramæcium* (4) : ce micronucléus contient un large nucléole qui disparaît alors que les polplattes font leur apparition aux deux pôles : mais la relation entre le nucléole et les amas polaires n'est pas ici positivement établie.

Il n'en est plus de même chez les *Euglena*, où le rôle du nucléole est connu avec certitude : dans ce genre, le nucléole est très gros; au moment de la division, il s'étire en forme de haltère : ses deux extrémités devenues libres occupent les deux pôles, et les chromosomes viennent se grouper tout autour. Keuten désigne le nucléole des Eu-

(1) Schewiakoff : *Ueber die Karyok. Kernth. bei Euglypha alveolata* (Morph. Jahrb., t. XIII, 1887, p. 193).

(2) Balbiani : *Sur la structure et la division du noyau chez le Spirochona gemmipara* (Annal. de microgr., juillet-août 1895).

(3) Doflein : *Ueber die Kerntheilung bei Kentrochona Nebaliae* (Z. Anz., t. XIX, 1896, p. 362).

(4) R. Hertwig : *Ueber Centrosoma und Centralspindel* (Sitz. Ber. Ges. Morph. und Phys., München, 1895).

glènes sous le nom de nucléole-centrosome (1). Nous avons étendu l'observation de Keuten à diverses espèces d'*Euglena*, de *Trachelomonas* et de *Phacus :* nous n'avons malheureusement pas encore trouvé le temps de rédiger le mémoire qui contiendra la description de la karyokinèse dans la famille des Eugléniens ; on peut toutefois dès maintenant affirmer que chez tous les représentants de ce groupe, le nucléole se comporte de la même manière dans la division.

Une complication s'observe dans la mitose de l'*Actinosphærium Eichhorni* (2) : les polplattes y sont très développées et se présentent comme des sortes d'épaississements de la membrane nucléaire en forme de calottes ; en dehors de ces polplattes, le cytoplasme s'est condensé en une sorte de cône présentant quelquefois des stries radiaires : c'est ce qu'on a désigné sous le nom de « protoplasmakegel ». Enfin, on voit à l'amaphase, un véritable centrosome, entouré d'un aster qui se divise en dehors du noyau, dans le cytoplasme. D'après Brauer, ce centrosome serait logé dans le noyau pendant l'état de repos et la prophase ; il n'en sortirait qu'à la fin de la mitose ; on n'a pas vu ce qu'il devenait après sa bipartition ; et c'est par une supposition toute gratuite qu'on admet que les deux nouveaux centrosomes retournent dans le noyau.

Schaudinn a observé dans l'*Acanthocystis aculeata* la présence dans le cytoplasme d'un corpuscule entouré d'un aster ; il le désigne sous le nom de « *centralkorn* » ; or, l'héliozoaire en question se reproduit par bipartition ordinaire et par bourgeonnement (3). Dans le premier cas, le

(1) Keuten : *Die Kernbildung von Euglena viridis* (Zeit. f. wist. Zool., t. LX, 1895).

(2) Brauer : *Ueber die Encystirung von Actinosphaerium Eichhorni* (Zeit. f. wiss. Zool., t. LVIII, 1893).

(3) Schaudinn : *Ueber das Centralkorn der Heliozoen* (Verh. deut. zool. Gesellsch., 1896, p. 113).

noyau se divise par karyokinèse, et le centralkorn se comporte absolument comme un centrosome. Pendant le bourgeonnement, le noyau subit des divisions directes, en dehors de l'intervention du corpuscule central ; les bourgeons en sont donc dépourvus ; mais lorsqu'ils passent à l'état adulte, on voit un centralkorn de nouvelle formation sortir du noyau et passer dans le cytoplasme.

Donc, si, à un certain moment, on ne voyait sortir le centrosome du noyau du bourgeon, on serait tenté de le regarder comme une production du cytoplasme, puisque dans les individus ordinaires ce corpuscule est situé dans le protoplasma général.

C'est ce qui arrive d'ailleurs pour les Noctiluques (1) et pour les Diatomées (2), organismes chez lesquels le centrosome se montre toujours en dehors du noyau.

Schaudinn a décrit dans le *Paramœba Eilhardi* un noyau accessoire ou nebenkerne, qui accompagne le noyau normal (3) ; il est constitué par une partie chromatique et une autre qui est achromatique ; il se divise avant le noyau, et ses deux moitiés se portent aux deux pôles du fuseau. Cet élément singulier est considéré par Schaudinn comme intermédiaire entre un micronucléus et un centrosome.

Il n'est pas étonnant qu'avec des données aussi confuses et parfois contradictoires, on soit arrivé à des opinions très différentes sur l'origine des centrosomes.

Deux théories, celle de Lauterborn et celle de Schaudinn, considèrent le centrosome comme un noyau modifié ; elles ont comme point de départ commun la présence normale de deux noyaux dans l'*Amœba binucleata*.

(1) Ishikawa : *Ueber die Kerntheilung bei Noctiluca miliaris* (Bernat. Ges. Freiburg, t. VIII, 1894, p. 54).

(2) Lauterborn : *Unters. über den Bau, Kerntheilung und Bewegung der Diatomeen*, Leipzig, 1896.

(3) Schaudinn : *Ueber den Zeugungskreis von Paramœba Eilhardi* (Sitz. Akad., Berlin, janvier 1896, p. 31).

Selon Lauterborn, cette espèce a donné deux lignées : dans la première, représentée par les Infusoires ciliés, l'un des noyaux a fourni le macronucléus, le second a donné le micronucléus ; dans la seconde lignée, l'un des noyaux conserve ses caractères, alors que le second devient successivement le nebenkorper du *Paramœba Eilhardi*, le centrosome des Diatomées et des Métazoaires.

D'après Schaudinn, le nebenkorper est aussi une différenciation du second noyau de *Paramœba Eilhardi ;* ce noyau accessoire devient ensuite nucléole-centrosome chez l'*Euglena* et l'*Oxyrrhis*, puis *micronucléus* chez les Ciliés ; il fournit dans une autre direction de son évolution le centrosome des Diatomées et celui des Métazoaires.

D'autres auteurs prennent comme point de départ les Infusoires ciliés ; ainsi Julin a comparé le centrosome au macronucléus, tandis que Butschli et Hertwig ont cherché à le rapprocher du micronucléus. Cette dernière opinion a été développée par Heidenhain qui admet que le micronucléus, en perdant sa chromatine, a produit le centrosome des Métazoaires, alors que le macronucléus devenait le noyau.

Cette assimilation a été combattue par Ziegler, Boveri et René Sand ; nous ne reproduirons pas les critiques très fondées que ce dernier a faites des théories précédentes (1) ; nous dirons seulement que pour attribuer l'origine du centrosome à la différenciation d'un noyau, il faut faire de l'*Amœba binucleata* la souche commune des Métazoaires et des Métaphytes ; les autres espèces primitives, dont le noyau est unique ou dépourvu de centrosome, n'auraient en rien participé à l'évolution des espèces ; enfin ces théories ne tiennent aucun compte de l'exis-

(1) René Sand : *Esquisse de l'évolution de la division nucléaire chez les êtres vivants* (Bulletin de la Société Belge de microscopie, 1898-1899, t. XXV, p. 45).

tence du nucléole-centrosome et des centrosomes intra-nucléaires.

L'origine des centrosomes doit être cherchée dans une autre direction qui a été indiquée par Butschli dans les termes suivants (1).

« La formation du centrosome par le noyau d'*Acanthocystis* lors du bourgeonnement révélée par les excellentes observations de Schaudinn, de même que celles de Brauer sur *Ascaris* et peut-être de Blochmann et de Keuten sur *Euglena* rendent possible la formation du centrosome par le noyau primordial, à ses dépens et dans son sein.

« Sans me prononcer définitivement dans ce sens, je crois cependant devoir faire remarquer que dans l'état actuel de nos connaissances, on doit avoir présent à l'esprit la possibilité de cette origine du centrosome. »

René Sand a fait valoir un certain nombre de raisons qui militent en faveur de cette opinion ; notre étude sur le noyau des Vampyrelles confirme l'origine nucléaire des centrosomes.

Les auteurs ont désigné indifféremment sous le nom de polplattes les amas de protoplasme qui se rencontrent aux pôles du fuseau dans la division du noyau des Protozoaires (2) ; on doit, à notre avis, réserver ce nom aux calottes hémisphériques qui se présentent comme des épaississements de la membrane nucléaire dans la karyokinèse de l'*Actinosphœrium* et celle de l'*Amœba binucleata ;* ces formations ne correspondent nullement à des centrosomes.

Dès lors, nous pouvons nous borner à examiner deux directions de l'évolution du noyau.

1° Le nucléole est ordinairement très gros ; il est indépendant des chromosomes ; il s'allonge au moment de la

(1) Cité par René Sand, *loc. cit.*, p. 68.
(2) Wilson : *The Cell in developpement and inheritance*, 1898, p. 64.

division en forme de haltère ; ses deux moitiés s'isolent et s'arrondissent ; c'est autour de chacun de ces centres que les nouveaux noyaux groupent leurs chromosomes et s'organisent.

C'est ainsi que les choses se passent dans l'*Amœba cristalligera*, chez tous les Eugléniens, pour le micronucléus du *Paramœcium*, pour le macronucléus du *Spirochona* et du *Kentrochona*, et probablement aussi chez les *Péridiniens*, bien que les observations de Lauterborn (1) ne puissent permettre de l'affirmer.

Il est possible que, dans quelques cas, la substance nucléolaire perde un instant sa forme figurée dans sa migration aux pôles.

Le nucléole qui se comporte de cette façon est désigné sous le nom de nucléole-centrosome.

On peut remarquer qu'il n'est *jamais accompagné d'aster* ; les chromosomes *restent souvent indistincts* (Peridiniens) ; lorsqu'ils *sont différenciés*, la plaque équatoriale n'existe pas (Eugléniens) ou tout au moins est peu régulière (Infusoires ciliés).

2° Le nucléole, au début de la seconde direction de l'évolution nucléaire, n'est plus un élément simple ; il renferme les chromosomes, ainsi que nous l'avons vu pour l'*Amœba hyalina* et pour la *Vampyrella vorax* : une autre partie de sa substance devient active pendant la karyokinèse ; elle forme le plancher de la plaque équatoriale et donne de la chromaticité au fuseau.

Il nous a été impossible de voir un centrosome dans l'*Amœba hyalina* (2) ; mais le petit corpuscule réfringent que nous avons rencontré dans la *Vampyrella vorax* doit être considéré sans doute comme un stade

(1) Lauterborn : *Protozoenstudien* (Zeit. f. wis. Zool., t. LX, 1895, p. 167).

(2) P.-A. Dangeard, *loc. cit.*

primitif de la différenciation du centrosome : on sait qu'il est visible, à partir du moment où le nucléole s'aplatit en disque pour la formation de la plaque équatoriale, jusqu'à l'anaphase ; il disparaît au moment de la reconstitution des nouveaux noyaux. Les raisons qui militent en faveur de l'assimilation de ce corpuscule avec un centrosome sont de plusieurs sortes : sa forme, sa grosseur, sa structure, sa sensibilité aux réactifs colorants correspondent bien à celles d'un centrosome ordinaire ; il occupe la place du centrosome et la conserve pendant toute la karyokinèse ; il ressemble au corpuscule du même nom qui a été rencontré dans l'*Actinosphærium* et l'*Acanthocystis*. On peut objecter que nos observations ne permettent pas d'affirmer que cet élément est absolument constant dans la division ; on le rencontre fréquemment, mais il est parfois impossible de l'apercevoir ; ces insuccès ne sont pas particuliers aux Vampyrelles ; ils sont bien connus de tous les histologistes ; ils tiennent soit à l'action inégale des réactifs, soit à l'absence réelle de tout élément figuré Cette dernière alternative n'a rien d'invraisemblable ; nous avons comparé ailleurs le centrosome au pyrénoïde ; or, ce dernier peut disparaître complètement dans le chloroleucite et s'y montrer ensuite par nouvelle formation.

Le centrosome de la *Vampyrella vorax* est d'origine nucléaire ; nous ne savons pas s'il sort du nucléole ou s'il reste dans le nucléoplasme ; toujours est-il qu'on n'en voit aucune trace dans ce dernier pendant tout le stade de repos du noyau.

Dans l'*Euglypha alveolata*, les chromosomes sont indépendants du nucléole, et le volume de ce dernier est alors très réduit : au moment de la division, le nucléole s'approche de la périphérie du noyau et disparaît alors que les centrosomes se montrent aux pôles du fuseau ; ceux-ci sont formés, d'après Schewiakoff, par la fusion des

extrémités des rayons de la sphère attractive ; mais il nous semble plus naturel d'attribuer l'origine de ces centrosomes à une condensation de la substance nucléolaire ; au contact des centrosomes, le cytoplasme présente un rudiment d'aster.

Dans l'*Actinosphærium*, Brauer a vu, outre les polplattes et les « protoplasmakegel », un véritable centrosome ; à l'anaphase, ce corpuscule se trouve en dehors de la membrane nucléaire ; il est entouré d'un aster et il se divise. Brauer suppose que ce centrosome reste dans le noyau pendant le stade de repos et qu'il n'en sort qu'à l'anaphase.

Les observations de Schaudinn sur le « centralkorn » de l'*Acanthocystis aculeata*, déjà rappelées, permettent de comprendre comment le centrosome, d'origine nucléaire, a pu rester ensuite dans le cytoplasme à travers toutes les divisions, ainsi que la chose paraît avoir lieu dans les Noctiluques, les Diatomées, etc. Il ne faut pas oublier toutefois que chez certains Métazoaires tout au moins, le centrosome semble encore provenir du noyau, ainsi qu'il résulte des travaux de Brauer sur l'*Ascaris univalens* (1) et du mémoire de Carnoy et Lebrun sur la fécondation chez l'*Ascaris megalocephala* (2) ; d'après ces derniers savants, les centrosomes disparaîtraient à chaque division ; ce sont des nucléoles de nouvelle formation qui, à la prophase, sortent du noyau et servent de corpuscule central.

C. — *Le fuseau achromatique.* Le noyau des Vampyrelles conservant sa membrane pendant la première partie de la division, la nature du fuseau achromatique ne saurait faire aucun doute : comme dans un certain

(1) Brauer : *Die Spermatogenese von Ascaris* (Arch. f. mikr. Anat. 1893, t. XLII, p. 153).

(2) Carnoy et Lebrun, *loc. cit.*

nombre de Protozoaires et de Protophytes, il est formé exclusivement de nucléoplasme auquel vient s'ajouter un peu de substance nucléolaire.

Dans l'*Amœba hyalina*, la quantité de chromatine abandonnée par le nucléole était suffisante pour donner au fuseau une sensibilité assez grande pour les réactifs colorants; dans la *Vampyrella vorax*, le nucléole cède beaucoup moins de sa substance et le nucléoplasme est en conséquence beaucoup moins chromatique.

On sait que dans l'*Actinosphærium Eichhorni* et dans l'*Amœba binucleata*, le grand diamètre du fuseau, contrairement à ce qui a lieu d'ordinaire, correspond à la plaque équatoriale au lieu de lui être perpendiculaire; cette exception existe dans la *Vampyrella vorax*; nous l'attribuons à l'aplatissement que subit le nucléole tout entier qui prend la forme d'un disque lors de la différenciation des chromosomes à la prophase; c'est sans doute pour que les chromosomes puissent être tous placés sur un même plan horizontal que le fuseau des *Actinosphærium* est, lui aussi, surbaissé d'une manière aussi prononcée.

D. — *Les chromosomes.* L'étude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax* confirme les conclusions que nous avions formulées, à la suite de nos recherches sur l'*Amœba hyalina*.

Les chromosomes se trouvent dans le nucléole. Si ces chromosomes formaient directement à l'anaphase le nouveau nucléole, on pourrait soutenir que ce sont des éléments permanents du noyau; mais il n'en est rien; le nucléole des noyaux-frères se reforme avec plusieurs centres de formation, souvent deux, alors que les chromosomes disparaissent dans la substance qui les unissait et qui semble faire retour au nucléoplasme.

Si donc les chromosomes conservent leur individualité d'une mitose à l'autre, c'est à un état qu'il est impossible

de définir, puisqu'il échappe à nos moyens actuels d'investigation.

Sans vouloir enchaîner, en aucune façon, pour l'avenir, notre manière de voir sur l'organisation cellulaire, nous arrivons à penser que tout dans la cellule dérive du protoplasma et peut y rentrer à un moment donné : leucites, chloroleucites, pyrénoïdes, membrane nucléaire, nucléoplasme, nucléole, centrosomes et peut-être même chromosomes; la permanence de ces divers corps à travers plusieurs mitoses ou plusieurs générations n'est que relative, ce qui n'empêche nullement, bien entendu, d'en tenir compte dans les limites où elle s'observe. La différenciation de ces divers éléments aux dépens du protoplasma s'est effectuée au cours de l'évolution; elle se produit encore d'une façon certaine pour les pyrénoïdes, les nucléoles, la membrane nucléaire; peut-être en est-il de même pour les leucites, centrosomes, chromosomes et nucléoplasme ; cette opinion est tout au moins vraisemblable pour les centrosomes, le nucléoplasme et les leucites dans des conditions qui restent à déterminer avec exactitude; elle est plus contestable en ce qui concerne les chromosomes qui peuvent, à la rigueur, conserver leur individualité sous une forme qui échappe à l'observation directe.

II

Cienkowski, dont le nom est lié à un si grand nombre de découvertes dans le monde des infiniment petits, signala, en 1865, trois espèces de Vampyrelles : *V. Spirogyræ*, *V. vorax*, *V. pendula* (1). Haeckel en décrit une quatrième espèce : *V. Gomphonematis* (2). Un peu plus tard,

(1) Cienkowski : *Beiträge zur Kenntniss der Monaden* (Arch. f. mik. Anat., I, 1865).

(2) Haeckel : *Biologische Studien*, p. 162-169 et *Jenaische Zeitsch.*, 1871, t. VI, p. 23.

Sorokin nous fait connaître la *Vampyrella polyblasta* (1). Le mémoire le plus complet sur les Vampyrelles, après celui de Cienkowski, est celui de Klein qui rencontre trois nouvelles espèces : *V. variabilis*, *V. inermis*, *V. pedata* (2). En 1886, nous avons donné nous-même la description de la *Vampyrella Euglenæ* (3). Enfin Zopf, de son côté, a observé la *V. multiformis* (4) et la *V. Kutzingii* ; il considère cette dernière comme un *Leptophrys* (5).

Les affinités des Vampyrelles sont fort controversées. Cienkowski en fait des Monades ; Haeckel les classe dans ses Monères; Hertwig et Lesser les considèrent comme des Rhizopodes (6); Klein les place dans le règne végétal et de Bary les groupe avec d'autres genres sous le nom de Mycétozoaires douteux (7).

Dans nos travaux précédents, nous avons démontré : 1° que les Vampyrelles ne sont point des végétaux ; 2° que ces organismes possèdent des noyaux ordinaires.

Aujourd'hui, nous pouvons préciser davantage leurs affinités : nous les plaçons au-dessus des amibes. Chez les amibes, en effet, le noyau se divise par division directe ou par division indirecte; la karyokinèse se fait suivant des modes différents; on en est encore à la période des tâtonnements et des essais. Or, chez les Vampyrelles, la karyokinèse est mieux caractérisée et elle se rapproche davantage du schéma général.

D'un autre côté, les Vampyrelles qui, par la base, se rattachent aux Rhizopodes, conduisent ensuite à tous les Protozoaires et Protophytes zoosporés. Le cyste des

(1) Sorokin : *Grundzüge der Mycologie*, p. 495-497.
(2) Klein : *Vampyrella* (Bot. Centr. 1882).
(3) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs*, 1886.
(4) Zopf : *Die Pilzthiere* (Schenk's Hanbuch der Botanik, 3).
(5) Zopf. *Untersuch. uber Parasiten aus der Gruppe der Monadinen*, *Halle*, 1897.
(6) Hertwig et Lesser : *Archiv. f. mikr. Anat.*, *Bd.* X, *supplément.*
(7) De Bary : *Morph. und Biologie der Pilze, Leipzig*, 1884, p. 480-483.

Vampyrelles est un véritable sporange, à *l'intérieur duquel se multiplient les éléments nucléaires.*

Cette multiplication du noyau à l'intérieur du sporange se retrouve chez les Monadiens, les Sporozoaires, les Champignons inférieurs, les Algues inférieures, attestant une communauté d'origine et de développement.

PLANCHE IV.

La *Vampyrella vorax* Cnk.

FIG. 1. — Sporanges avec une cavité centrale digestive ; noyaux nucléolés situés dans la couche pariétale. Gross : 700 environ.

FIG. 2. — Début de la karyokinèse : les nucléoles s'allongent et s'aplatissent.

FIG. 3. — Sporanges avec des noyaux au stade de la plaque équatoriale : la membrane nucléaire est intacte et un centrosome se voit à l'un des pôles.

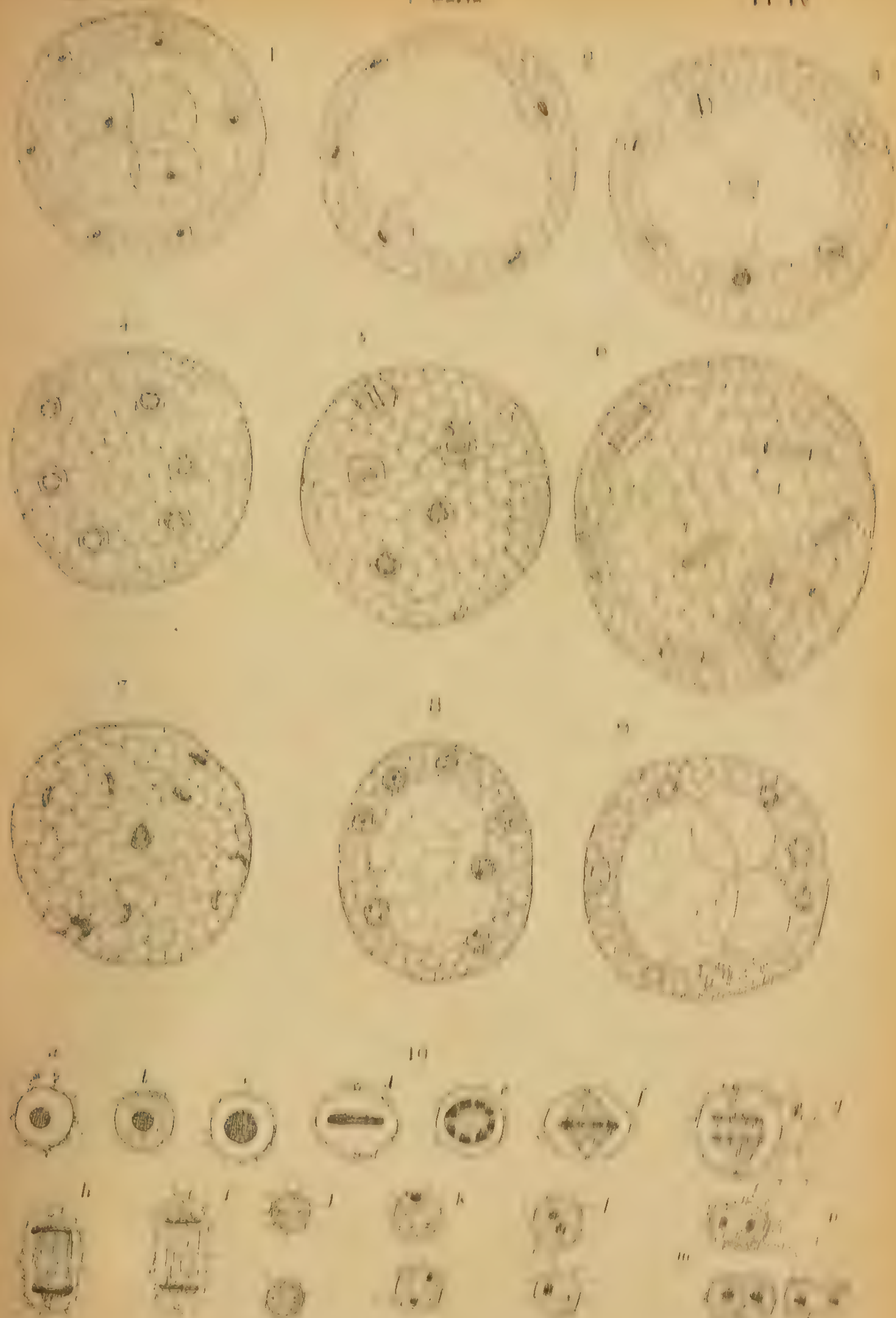
FIG. 4. — Sporanges avec des noyaux au même stade, mais vus de face ; les chromosomes sont visibles au nombre de huit environ.

FIG. 5. — Les chromosomes s'éloignent en sens contraire ; on aperçoit le centrosome aux pôles.

FIG. 6. — Sporange renfermant des noyaux qui sont tous au stade tonnelet : les centrosomes sont encore visibles.

FIG. 7-9. — Reconstitution des noyaux-frères a l'anaphase ; les nouveaux noyaux ont d'abord deux ou trois nucléoles qui grossissent et se fusionnent ensuite.

FIG. 10. — Schéma de la karyokinèse chez les Vampyrelles. a, b, c, d, e, f, divers aspects du noyau depuis le stade de repos jusqu'au stade de la plaque équatoriale : g, h, i, j, séparation des chromosomes et reconstitution des nouveaux noyaux ; k, l, formation du nouveau nucléole ; m, n, noyaux allongés avec deux nucléoles : il s'agit probablement d'une division directe.



Étude de la karyokinèse chez la *Vampyrella vorax*.

LES ZOOCHLORELLES

DU

PARAMŒCIUM BURSARIA

Par P.-A. DANGEARD

Dans une remarquable étude critique (1), Bouvier a examiné et discuté tous les travaux qui ont eu pour objet la chlorophylle animale ; voici ses conclusions :

« La chlorophylle n'est pas l'apanage exclusif des animaux, elle peut se trouver à l'état diffus chez quelques infusoires qui la forment de toutes pièces.

Mais presque toujours la chlorophylle, qu'on observe chez les animaux, appartient à des algues qui forment avec ces derniers une symbiose mutualiste ou consortium. Ces algues se rangent dans la famille des Palmellacées et se cloisonnent en quatre, par deux bipartitions successives, pour former un thalle dissocié.

Leurs cellules sont presque toujours entourées d'une membrane qui est rarement cellulosique, parfois imprégnée de cellulose, le plus souvent mucilagineuse; dans leur membrane, sont inclus un noyau protoplasmique

(1) E.-L. Bouvier : *La chlorophylle animale et les phénomènes de symbiose entre les algues vertes unicellulaires et les animaux* (Bulletin soc. philomatique de Paris, 8e série, t. V, 1893, p. 141).

clair et un leucite chlorophyllien cupuliforme ; il y a un noyau dans le protoplasma clair, un ou deux pyrénoïdes entourés de granules d'amidon, dans le leucite chlorophyllien ; on peut aussi rencontrer de l'amidon à l'intérieur des leucites et parfois même dans le protoplasma incolore.

« Ces cellules se décolorent généralement et *paraissent* digérées par l'animal quand on tient ce dernier à l'obscurité ; séparées de leur hôte, elles se cultivent, quoique difficilement, dans des milieux appropriés, mais non dans le milieu liquide où vit l'animal ; on peut alors les inoculer artificiellement à un animal de la même espèce, mais on n'a pas réussi à les inoculer à des animaux d'espèces différentes. Jamais on ne les a trouvées à l'état libre dans l'eau, et jamais non plus on n'a pu voir deux animaux de la même espèce se contaminer naturellement. Dans l'état actuel de nos connaissances, il est impossible de les diviser en plusieurs espèces ; on sait pourtant que leur taille varie avec les hôtes qu'elles habitent, et qu'un même hôte a toujours des Zoochlorelles sensiblement de même taille.

« L'animal reçoit de l'Algue l'oxygène et l'amidon qui sont le résultat direct ou indirect de la fonction chlorophyllienne ; il *paraît* même se nourrir, soit des Zoochlorelles elles-mêmes, soit des lobes protoplasmiques que ces dernières détachent de leur corps ; l'Algue reçoit de son hôte l'humidité qui lui est nécessaire, un abri, l'acide carbonique exhalé, et probablement aussi certains produits azotés d'origine animale. Mais l'influence de l'adaptation se fait sentir bien plus fortement sur l'Algue que sur l'animal ; l'Algue peut difficilement se passer de l'animal, mais ce dernier peut le plus souvent, sinon toujours, se passer complètement de l'Algue. L'animal se reproduit normalement, qu'il soit ou non associé à l'Algue, mais l'Algue ne forme pas de zoospores, et ressemble en cela aux Algues des Lichens.

« Tous ces faits me paraissent bien établis, mais ils seront probablement contestés par les naturalistes qui continuent à considérer les Zoochlorelles comme de simples corps chlorophylliens. Cette manière de voir pourra persister jusqu'au jour où l'on aura établi : 1° que les Zoochlorelles se trouvent à l'état libre dans l'eau ; 2° que les animaux peuvent s'inoculer les Zoochlorelles sans le secours de nos procédés de laboratoire ; 3° que les Zoochlorelles isolées peuvent se multiplier à l'aide de zoospores (1), comme les Algues isolées de certains Lichens.

« Tant qu'on n'aura pas résolu *l'un ou l'autre* de ces problèmes, on pourra toujours considérer comme douteuse la nature végétale des Zoochlorelles, malgré l'existence d'un certain nombre de faits qui me paraissent d'ailleurs tout à fait convaincants (2). »

Bouvier est partisan de la nature végétale des Zoochlorelles, et il a raison ; mais, en même temps, ce savant admet qu'on n'aura la certitude complète qu'après avoir résolu l'un ou l'autre des problèmes qu'il indique : la solution définitive, à ce compte, pourrait être retardée indéfiniment, et cependant la question est une de celles qui méritent, par leur importance, d'être résolues : le nombre des espèces associées aux Zoochlorelles est en effet assez élevé, si l'on en juge d'après la liste donnée par Bouvier (3) :

« PROTOZOAIRES. — 1° *Rhizopodes amiboïdes*. — Amoeba protea (Brandt); A. radiosa (Kessler), Dactylosphaera vitreum (Brandt); Difflugia pyriformis (Brandt), D. globulosa, D. nodosa, D. acuminata, D. lobostoma (Penard);

(1) Il est possible que les Zoochlorelles libres ne forment jamais de zoospores, comme les *Pleurococcus*, mais il est certain que si elles en forment, leur nature phycoïde ne pourra plus être contestée.

(2) E.-L. Bouvier : *Loc. cit.*, p. 141-142.

(3) Bouvier : *Loc. cit.*, p. 127.

Hyalosphœnia papilio, Heleopora picta, Arcella arctocrea, Cochliopodium pilosum.

« 2° *Rhizopodes radiés ou Héliozoaires.* — Actinosphœrium Eichhornii, Rhaphidiophris viridis (Brandt); Acanthocystis chœtophora (Brandt, Kessler); A. pectinata (Penard); A. viridis (Carter, Greeff, etc.); Heterophrys myriapoda, Sphœrastrum Foocki (Brandt); Chondropus viridis (Greeff, Brandt); Ciliophrys infusionum (Entz); Diplocystis gracilis (Penard).

« 3° *Infusoires ciliés.* — Coleps hirtus, Lacrymaria olor et L. vermicularis (Brandt, Bütschli); L. rugosa (Bütschli); Climacostomum virens (Brandt, Bütschli); Stentor polymorphus (Entz, Brandt, Balbiani, Bütschli, Famintzin, etc.); Stentor igneus, Euplotes patella (Brandt, Bütschli): Euplotes Charon (Entz, Bütschli); Vorticella nebulifera. — V. chlorostigma (Brandt, Bütschli); V. campanula (Entz); Gerda glans ? (Penard); Cothurnia crystallina (Bütschli); Frontonia leucas (Brandt, Schewiakoff, Balbiani, Bütschli); Enchelys gigas (Entz, Bütschli); Amphileptus viridis (Bütschli); A. longicollis (Entz, Bütschli); Urostyla viridis (Brandt, Bütschli), Ophrydium versatile (Wrzeniowski, Brandt, Bütschli, Dangeard); Vaginicola crystallina (Brandt); Paramœcium bursaria (Cohn, Entz, Brandt, etc., etc.); Holophrya ovum (Brandt, Bütschli, etc.); Loxodes rostrum, Blepharisma lateritia, Microthorax sulcatus, Lionotus fasciola, Spirostom umambiguum, Epistylis plicatilis, Prorodon farctus, Strichotricha secunda (Entz, Bütschli); Halteria grandinella? Leucophrys emarginata (Penard).

« 4° *Infusoires Flagellés.* — Anisonema viridis (Dangeard).

« 5° *Mégacystidés.* — Noctiluca miliaris (Weber).

« Cœlentérés. — Hydra viridis (Kleinenberg, Brandt, Hamann, etc., etc.).

« Spongiaires. — Spongilla fluviatilis (Brandt, Beyerinck, etc.).

« *Turbellariés.* — Vortex viridis (Schultze, Graff) ; Mesostomum viridatum (Brandt, Graff) ; Convoluta Schultzii (Graff) ; Convoluta Roscoffensis (Graff, Delage, Haberlandt) ; Vortex scoparius, V. Graffii, Derostomum Galizianum (Graff), Vortex truncatus, Hypostomum viride, Derostomum Schmidtianum (Entz).

« *Rotifères.* — Ascomorpha helvetica (Penard).

« *Mollusques.* — Tridacna (Brock), Elysia viridis (Brandt).

« Les espèces douteuses sont les suivantes : *Héliozoaires* : Actinophrys sol, Raphidiophrys elegans, Acanthocystis turfacea et Ac. aculeata (Penard). *Infusoires* : Uroleptus piscis et U. hospes (Butschli) ; *Turbellariés* : Proxenetes chlorosticus et Derostoma unipunctatum (Graff) ; *Vers* : Aeolosoma (Beddard, Brandt). — Ray Lankester conseille de rechercher la chlorophylle dans un Mollusque gastéropode, l'Actœon viridatum.

« Autant qu'on le sait aujourd'hui, la Convoluta Roscoffensis, la C. Schultzii et l'Anisonema viridis renferment toujours des Zoochlorelles ; il est également très rare que l'Hydra viridis n'en renferme pas.

« D'après Butschli, les Infusoires suivants sont presque toujours associés aux Zoochlorelles : Paramœcium bursaria, Ophrydium versatile, Coleps hirtus, Lacrymaria Olor, Frontonia leucas, Stentor polymorphus, St. igneus, Climacostomum virens, Strichotricha secunda, Euplotes patella et E. Charon, Vorticella nebulifera, Cothurnia crystallina, Enchelys pupa et E. gigas, Lacrymaria rugosa, Amphileptus viridis et A. longicollis, Urostyla viridis et Leucophrys emarginata.

« Les autres espèces de la liste sont moins souvent infectées par les Zoochlorelles.

« Il y aura lieu d'étudier avec beaucoup d'attention les corps verts des Tridacnes, surtout sur le vivant ; les caractères que leur attribue Brock, s'ils sont confirmés, sont trop aberrants pour que ces corps verts soient

rangés dans le groupe ordinaire des Zoochlorelles. »

Heureusement, il existe une méthode qui, pour être d'un emploi délicat, n'en est pas moins démonstrative : si on arrivait à suivre la division du noyau des Zoochlorelles, on donnerait la preuve indiscutable de l'autonomie de ces corpuscules verts et leur nature végétale serait définitivement établie.

La technique microscopique a fait de tels progrès que cette recherche est devenue possible ; nous avons réussi à voir la division du noyau chez les Zoochlorelles du *Paramœcium bursaria :* ceux qui voudront vérifier ces recherches et les étendre ne devront pas oublier que la fixation des matériaux doit se faire de préférence dans la soirée, ou dans la nuit ; c'est à ce moment, en effet, que chez les algues vertes, le noyau entre en division, alors que, dans le jour, il est au stade de repos.

Nous étudierons successivement : 1° *la position de l'algue dans ses rapports avec la structure de l'Infusoire* ; 2° *l'organisation propre de chaque cellule verte* ; 3° *son mode de division* ; 4° *la place de cette algue dans la classification* ; 5° *les rapports réciproques entre Zoochlorelles et leur hôte.*

I

Le *Paramœcium bursaria* est un Infusoire cilié très répandu : nos exemplaires provenaient du grand bassin du Jardin botanique de Poitiers.

Le cytoplasme est sensiblement homogène, et il se montrait souvent érythrophile avec les doubles colorations au picro-carmin et à l'hématoxyline : on y rencontre chez certains individus des vacuoles sphériques de diverses grandeurs et bien délimitées ; elles sont alors plus nombreuses au centre du corps qu'à la périphérie : chez d'autres individus, le suc nucléaire est plus abondant et il remplit dans la cavité générale des espaces irréguliers.

Le macronucléus occupe le milieu du corps et le micronucléus se trouve situé ordinairement un peu au-dessous : Le micronucléus est un des plus volumineux que l'on connaisse chez les Infusoires ciliés; sa forme est celle d'un fuseau, et assez souvent l'une des extrémités est effilée en pointe, alors que l'autre extrémité est tronquée. Le macronucléus est irrégulièrement sphérique ou elliptique. D'ordinaire, nos colorations étant destinées aux Zoochlorelles, étaient beaucoup trop intenses pour les noyaux de l'infusoire : ceux-ci ne laissaient voir aucune structure ; dans quelques préparations cependant, on distinguait exceptionnellement les détails. Le macronucléus s'est ainsi présenté sous deux aspects différents : dans l'un, le nucléoplasme est parsemé de granules chromatiques ; dans l'autre, la substance nucléolaire est condensée en masses irrégulières et le nucléoplasme s'est retiré de la membrane sur une partie de la surface. Le micronucléus s'est montré une fois complètement sphérique : il comprenait une portion centrale colorée qui était séparée de la membrane par une large zone incolore : la partie centrale, constituée par du nucléoplasme, renfermait dix ou quinze globules chromatiques qui se trouvaient reliés à la membrane nucléaire par des filaments légèrement noduleux.

Lorsque la couche à stries radiaires est conservée, on distingue en dehors une couche granuleuse sur laquelle s'insèrent les cils vibratiles et en dedans une autre couche granuleuse sur laquelle s'appuie le cytoplasme.

On a beaucoup discuté sur la position des Zoochlorelles à l'intérieur des animaux. Chez les protozoaires, le protoplasme comprend assez fréquemment une couche externe, immobile, qui est au contact de l'enveloppe : c'est l'ectoplasme ; la masse centrale de cytoplasme souvent mobile qui occupe le centre du corps porte le nom d'entoplasme ; les Zoochlorelles sont indiquées par les auteurs tantôt dans

l'ectoplasme, tantôt dans l'endoplasme, et cela quelquefois pour une même espèce.

Ainsi Salitt place dans l'endoplasme les corpuscules verts du *Stentor polymorphus*, du *Paramœcium bursaria*, des *Cothurnia* et des *Vorticella* (1). Schuberg leur attribue la même position dans le *Stentor polymorphus* (2); il en serait de même dans l'*Acanthocystis viridis*, d'après Balbiani (3), dans le *Frontonia leucas*, d'après Schewiakoff (4), et Butschli (5) admet que, de toutes ces observations, on doit conclure que les corps verts se trouvent vraisemblablement toujours dans une couche superficielle de l'entoplasme.

Mais d'autres auteurs affirment que les Zoochlorelles sont situées le plus souvent dans l'ectoplasme : Cohn place celles du *Paramœcium bursaria* dans cette couche (6); Ryder fait la même constatation pour la *Vorticella chlorostigma* (7), nous-même, pour *Ophrydium versatile* et *Anisonema viridis* (8) : à un point de vue général, cette opinion est celle de Stein, Werneck, Geza Entz, Claparède et Lachmann, etc.

Le *Paramœcium bursaria*, ainsi que nous l'avons établi depuis longtemps déjà, possède des Zoochlorelles à la fois

(1) Sallitt : *On the chlorop. Corpusc. of some Infusoria* (Quat. Journ. Micr. sc., XXIV, 1884, p. 166).

(2) Schuberg : *Ueber den Bau der Bursaria truncatella* (Morph. Jahrb., Bd. XII, 1886).

(3) Balbiani : *Evolution des micro-organismes animaux et végétaux* (Journ. de microgr., 1887, p. 202).

(4) D'après Butschli : *Protozoa, III Abth.* (Bronn's Klassen und Ordn. des Thierreichs, 1889, p. 1834).

(5) Butschli : *Loc. cit.*, p. 1836.

(6) Cohn : *Beiträge zur entwickelunges. der Infusorien* (Zeit. f. wis. Zool., 1851, p. 264).

(7) Ryder : *On the chlorophylloïd Granules of Vorticella* (Proc. U., S. Nat. Mas., vol. VII, 1884).

(8) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les algues* (Le Botaniste, 1re série, 1889) ; *Etude de l'Ophrydium versatile* (Le Botaniste, 2e série, 1890).

dans l'ectoplasme et dans l'endoplasme; on en trouve même qui sont engagées plus ou moins profondément dans l'enveloppe, c'est-à-dire dans la paroi striée. On ne saurait d'ailleurs dans cette espèce faire une distinction nette entre les deux couches; elles ont la même sensibilité aux réactifs colorants et le cytoplasme présente en tous ses points la même structure homogène : l'ectoplasme est simplement plus dense; les vacuoles y sont moins nombreuses, alors que dans l'entoplasme le suc nucléaire est renfermé dans de grandes vacuoles ou dans des cavités plus ou moins irrégulières : c'est cette partie centrale qui effectue le mouvement de cyclose si net que l'on observe dans cette espèce.

Les Zoochlorelles sont en nombre très variable dans chaque Paramécie; on les voit quelquefois remplir presque complètement l'intérieur du corps; elles peuvent également être moins nombreuses, et il arrive qu'elles disparaissent, laissant l'infusoire tout à fait incolore. Ces algues ne se trouvent ni dans les vacuoles, ni dans les espaces irréguliers remplis de suc nucléaire; qu'elles soient situées dans la couche interne ou dans la couche externe, elles sont logées au milieu du cytoplasme et en contact direct avec lui (fig. 1, A). Ceci explique dans une certaine mesure pourquoi ces algues continuent à vivre et à se développer à l'intérieur de l'Infusoire.

La digestion chez les Protozoaires s'effectue ordinairement dans des vacuoles digestives qui se forment dans l'endoplasme; contrairement à l'opinion de Butschli, nous pensons que les Zoochlorelles ne jouissent pas nécessairement d'une immunité particulière leur permettant d'affronter impunément les sucs digestifs de l'hôte : elles réussissent à échapper à cette action destructive en se cantonnant de préférence dans l'ectoplasme ou en évitant les vacuoles de l'entoplasme ; mais si, pour une cause ou pour une autre, elles sont entrainées au milieu

du suc cellulaire, elles subissent le sort commun des aliments, elles sont digérées.

Il n'est pas impossible que certains animaux colorés en vert soient devenus incapables dans une certaine mesure d'ingérer des aliments solides : ainsi la *Convoluta Roscoffensis* se nourrit exclusivement, paraît-il, aux dépens des corps verts ; du moins elle ne mange pas (1). Dans beaucoup d'Infusoires la présence de ces algues vertes rend inutile ou superflue l'introduction d'éléments nutritifs venant de l'extérieur. On comprend que, dans ces conditions, la sécrétion des sucs digestifs puisse diminuer et se modifier de telle sorte que la vitalité des Zoochlorelles n'ait pas à souffrir de son action.

Tel n'est pas le cas du *Paramœcium bursaria :* alors même qu'il renferme de nombreuses algues, rien n'est plus facile que de lui faire absorber, par exemple, des granules de carmin ; on peut également suivre dans cette espèce la digestion des Zoochlorelles tombées à l'intérieur des vacuoles ou dans les cavités remplies de suc cellulaire ; elles jaunissent d'abord, et prennent ensuite une coloration brune. Les résidus sont rejetés au dehors dans la partie antéro-postérieure du corps ; la sortie des granules se fait au travers de la paroi striée ; ces granules étaient précédés dans notre observation par une algue verte intacte ; celle-ci, au lieu d'être expulsée avec les résidus au moment de la rupture de la cuticule, a fait simplement retour au cytoplasme après la défécation. Parmi les résidus, se trouvait une vésicule sphérique renfermant deux ou trois petites granulations rougeâtres ; sa grosseur et sa forme permettaient de l'identifier avec

(1) Geddes : *Observations on the Physiology and Histology of Convoluta Schultzii* (Proceed. roy. Soc., London, vol. XXVIII, 1879) ; *Sur la chlorophylle animale et sur la phys. des Planaires vertes* (Arch. zool. exp., t. VIII, 1879-1880).

une Zoochlorelle dont la membrane avait été respectée par les sucs digestifs.

La digestion possible des Zoochlorelles par l'hôte a été signalée tout d'abord par Geza Entz (1). Cette opinion a prévalu grâce aux recherches de Beyerinck (2) et de Famintzin ; ce dernier savant, qui a étudié le *Stentor polymorphus*, a décrit les divers stades de cette digestion (3) ; d'après lui, les Infusoires placés à l'obscurité se débarrassent de leurs Zoochlorelles en les digérant ; à la lumière, la digestion se produit également dans certaines circonstances. Le Dantec a fait des observations analogues sur les Paramécies (4).

Il faut entendre cependant que le pouvoir digestif de l'Infusoire sur les corpuscules verts est un phénomène temporaire d'intensité variable : il est lié à des conditions diverses, et en particulier à la situation occupée dans le cytoplasme.

Le *Paramœcium bursaria* s'enkyste avec les Zoochlorelles qu'il contient ; la dimension des kystes varie entre 45 et 30 μ ; ils sont entourés d'une épaisse membrane qui est recouverte d'une sorte d'enveloppe mucilagineuse irrégulière ; les corpuscules verts très nombreux arrivent jusqu'au contact de la paroi.

II

Chaque corpuscule vert du *Paramœcium bursaria* possède la structure d'une algue ; on y trouve une *membrane*, du *cytoplasme*, un *noyau*, un *chromatophore avec*

(1) Geza Entz : *Uber die Natur des « Chlorophyllkorperchen » niederer Thiere* (Biol. Centr., Bd. I, 1881-82, p. 647-650).

(2) Beyerinck : *Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichengonidien und anderen niederen algen* (Bot. Zeit., 58, 1890, p. 747).

(3) Famintzin : *Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren* (Mém. Acad. sc. de Saint-Pétersbourg, 7e série, t. XXXVIII, nº 4, 1891).

(4) F. Le Dantec : *Recherches sur la symbiose des Algues et des Protozoaires* (Ann. de l'Institut Pasteur, t. VI, 1892, p. 197).

son pyrénoïde (fig. 1) ; pour voir ces divers éléments, il faut faire un emploi judicieux des réactifs colorants et disposer d'un bon instrument ; toutes les préparations ne peuvent être utilisées, mais nous en avons obtenu d'assez belles et d'assez démonstratives pour que nous puissions affirmer de la façon la plus formelle qu'aucun doute ne saurait exister sur la nature des Zoochlorelles des Paramécies.

La membrane de ces algues est très mince ; on peut la distinguer avec une coloration prolongée à l'hématoxyline après fixation à l'acide chromique à 1 0|0 ; rappelons que nous avons obtenu autrefois la réaction de la cellulose sur la membrane des Zoochlorelles de l'*Ophrydium versatile*. Lorsque les Zoochlorelles sont mises en liberté dans les cultures par la désagrégation de l'Infusoire, quelques-unes d'entre elles continuent à se développer ; leur membrane alors s'épaissit sensiblement et montre un double contour sans l'aide d'aucun réactif.

Il ne faut pas s'étonner des différences rencontrées par les auteurs dans la structure de la membrane des Zoochlorelles. Haberlandt n'a pas vu de membrane dans la *Convoluta*, mais une simple enveloppe plasmatique (1) ; beaucoup d'auteurs, comme Nussbaum (2), Famintzin (3), ont signalé la présence, autour des corpuscules verts, d'une membrane non cellulosique plus ou moins épaisse. Mac Nun a obtenu la réaction de la cellulose dans le *Stentor polymorphus*, le *Paramœcium* et l'*Ophrydium*. Ces divers états de la membrane de l'algue n'ont aucune importance ; ils se rencontrent pour une même espèce

(1) Haberlandt : *Ueber den Bau und die Bedeutung der Chlorophylzellen von Convoluta Roscoffensis*, in L. von Graff (Org. Tub. Acœla, 1891, p. 78).

(2) Nusbaum : *Beiträge zur Naturg. der Genus Hydra* (Arch. f. mikr. Anat., Bd. 29, 1877).

(3) Famintzin : *Loc. cit.*, p. 3-4.

d'algue ; les zoospores et les gamètes sont fréquemment nus au moment de leur formation ; la membrane se forme par la suite à la surface du corps : elle s'épaissit et peut montrer des couches de propriétés variables, les unes

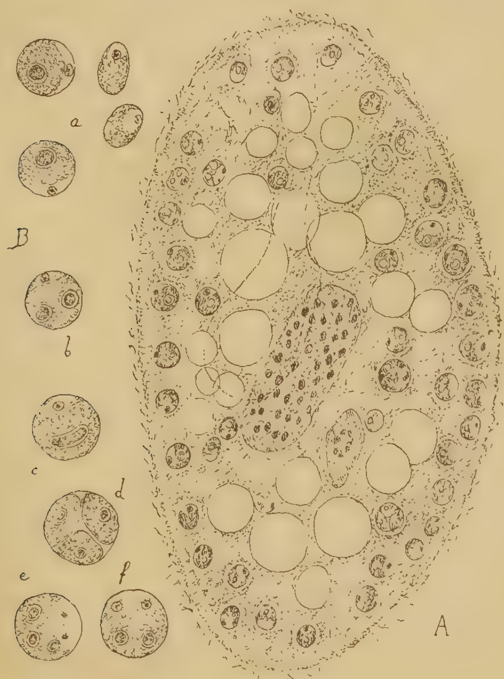


FIG. 1. — A. Le *Paramœcium bursaria ;* macronucléus, micronucléus, vacuole et Zoochlorelles. — B. Structure et développement des Zoochlorelles.

mucilagineuses, les autres cellulosiques : c'est le cas des Zoochlorelles.

Le cytoplasme incolore est peu abondant; il occupe une chambre antérieure comme chez beaucoup de *Chlamydomonas :* cette chambre a généralement la forme d'un croissant dans les cellules végétatives (fig. 1, A) : elle s'agrandit et s'arrondit au moment de la multiplication.

Le noyau se trouve au milieu du cytoplasme, dont il

occupe presque toute la largeur ; il se trouve ainsi situé sous la membrane : ce n'est que lorsqu'on regarde l'algue de face que le noyau paraît occuper le centre de la cellule ; en réalité, il est toujours pariétal. On arrive assez facilement à voir dans toutes les cellules la partie chromatique du noyau qui correspond à son nucléole ; celui-ci est relativement gros, surtout dans certaines cellules, et il se colore d'une façon très intense ; autour, on aperçoit une zone incolore limitée par la membrane nucléaire.

C'est Brandt (1) qui a reconnu le premier, dans les Zoochlorelles, une masse protoplasmique claire indépendante du chloroleucite : au moyen de l'hématoxyline, il a vu dans ce cytoplasme incolore un noyau.

Les auteurs comme Lankester, Ryder, Salitt, qui contestent aux Zoochlorelles leur caractère d'algues, n'admettent pas naturellement l'existence d'un noyau ; elle ne fait aucun doute cependant ; nous avons vu ce noyau dans l'*Ophrydium versatile* (2) ; Haberlandt a réussi à le colorer dans la *Convoluta Roscoffensis* (3), à l'aide de l'eau de mer iodée et du carmin boracique ; c'est avec le carmin et l'hématoxyline que Famintzin a observé le noyau des corps verts du *Stentor polymorphus* (4).

Le chromatophore de l'*algue* dans les Paramécies est massif : il remplit toute la cellule, à l'exception de la chambre antérieure renfermant le noyau (fig. 1, B) ; tandis que le cytoplasme est légèrement chromatique, le protoplasme du chloroleucite reste insensible à l'action des réactifs nucléaires, comme dans les Chlamydomonadinées ; il est d'ordinaire assez homogène ; parfois il est légèrement granuleux ; dans ce cas, les granules prennent une

(1) Brandt : *Ueber die morpholog. und physiol. Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren* (Arch. für Physiol., 1882).

(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 10.

(3) Haberlandt : *Loc. cit.*, p. 78.

(4) Famintzin : *Loc. cit.*, p. 3.

coloration violette par l'iode : ce sont des grains d'amidon.

Ce chromatophore renferme en son centre un pyrénoïde arrondi ; il est beaucoup plus facile à voir que le noyau (fig. 1, B); on l'aperçoit alors même que les colorations sont médiocres, il est formé par une substance homogène fuchsinophile.

La délimitation du chloroleucite dans la cellule des Zoochlorelles a été faite par Brandt (1); dans l'Hydre, les leucites chlorophylliens ont l'aspect d'une calotte ou d'une selle ; à leur intérieur, on aperçoit quelquefois un nucléus amylacé qui se colore par l'iode. Géza Entz assimile avec raison ce nucléus amylacé à un pyrénoïde (2) ; ce corpuscule a été vu par Bower chez les Spongilles (3), par Nussbaum dans les Hydres, par Famintzin dans le *Stentor polymorphus* et le *Paramœcium bursaria*, par Haberlandt chez la *Convoluta Roscoffensis*.

Nos recherches sur les Chlamydomonadinées (4) ont établi dans cette famille la structure du chloroleucite et celle du pyrénoïde : le pyrénoïde peut disparaître complètement et apparaître ensuite dans la cellule par nouvelle formation ; ceci nous explique pourquoi le pyrénoïde des Zoochlorelles manque assez souvent dans un certain nombre de cellules, alors que dans les autres il se présente avec sa structure normale. Le pyrénoïde est constitué par un globule homogène qui est fuchsinophile ; tout autour, il existe ordinairement une zone incolore qui correspond à une mince couche amylacée. L'étude du pyrénoïde des Zoochlorelles du *Paramœcium bursaria* suffirait à elle

(1) Brandt : *Loc. cit.*, p. 133.

(2) Geza Entz : *Das Konsoltialverhaltniss von Algen und Thieren* (Biol. Centr., Bd. 2, 1882-1883, p. 457).

(3) Bower : *On recent Researches into the Orig. and Morph. of Chorop. corpuscles and allied Bodies* (Quat. Journ., micr. sc., vol. XXIV, 1884, p. 248).

(4) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série).

seule pour établir la nature végétale de ces éléments.

Les Zoochlorelles sont des algues qui ont une symétrie bilatérale ; le noyau et le cytoplasme se trouvent à l'avant du corps ; le chromatophore et son pyrénoïde occupent la partie postérieure : l'axe longitudinal passe par le noyau et le pyrénoïde. Cette disposition existe alors même que le corps est exactement sphérique.

Les Zoochlorelles n'ont, à l'intérieur du cytoplasme de l'Infusoire, aucune orientation déterminée (fig. 1, A) : les unes ont la partie antérieure dirigée du côté de la surface, les autres sont placées en sens inverse ; nous avons trouvé que la première disposition était la plus générale dans certains individus ; mais nous ne croyons pas qu'il y ait lieu d'en tirer aucune conséquence.

III

Lorsque les Zoochlorelles sont sur le point de se diviser, leur taille augmente sensiblement et leur diamètre peut atteindre 6 à 7 μ ; la chambre antérieure qui renferme le cytoplasme s'est agrandie, afin de permettre au noyau de s'y diviser librement.

Les premiers phénomènes de division se montrent dans le pyrénoïde ; il devient plus gros sans changer de structure, et il ne tarde pas à s'allonger perpendiculairement à l'axe ; une échancrure se produisant au milieu de ce cordon amène une fragmentation en deux nouveaux pyrénoïdes (fig. 1, B). On rencontre fréquemment de ces cellules à deux pyrénoïdes dans lesquelles le noyau n'a encore subi aucune modification appréciable.

La division préalable du pyrénoïde explique pourquoi Haberlandt a trouvé quelquefois jusqu'à trois pyrénoïdes dans la *Convoluta ;* chaque cellule ne possède normalement qu'un pyrénoïde.

Famintzin a étudié la division de ce corpuscule chez le *Stentor polymorphus* ; il traitait par l'iode les cellules de

l'algue décolorées par l'alcool ; par ce procédé il a vu que le pyrénoïde se multipliait par bipartition ; mais les doubles colorations sont bien préférables parce qu'elles *permettent de suivre la marche exacte de la division dans tous les éléments de la cellule à la fois* et de déterminer *l'orientation des lignes de séparation.*

C'est ainsi que nous avons pu établir que la fragmentation du pyrénoïde se fait parallèlement à l'axe de la cellule et qu'elle précède la division du chloroleucite et du noyau (fig. 1, B, a, b, c) : tout se passe comme dans le *Chlamydomonas Monadina* (1) ; il n'existe qu'une simple différence de volume : c'est là un résultat qui a son importance.

Nous avons rencontré quelques cellules encore indivises dans lesquelles se trouvaient les quatre pyrénoïdes définitifs provenant de la bipartition des deux premiers.

La division du noyau des Zoochlorelles se fait, malgré sa petitesse, par karyokinèse ; nous n'avons pu, il est vrai, réussir à en observer tous les stades ; nous avons trouvé seulement la phase tonnelet ; les deux masses chromatiques se séparent perpendiculairement à l'axe ; elles offraient un aspect spongieux et se trouvaient réunies par un cordon de substance achromatique (fig. 1, B, e) : cette disposition est caractéristique de la karyokinèse.

Les deux nouveaux noyaux se placent à droite et à gauche de l'axe, a une certaine distance l'un de l'autre : on commence alors à voir les premiers indices de la division du chromatophore (fig. 1, B, f) ; l'échancrure débute à la partie postérieure du corps et gagne peu à peu jusqu'à la partie antérieure, jusqu'à produire la séparation complète : la seconde bipartition du noyau n'a pas été rencontrée dans nos préparations.

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série, p. 124).

En résumé, les spores des Zoochlorelles se forment exactement de la même façon que les zoopores d'un *Chlamydomonas* ; les divisions du pyrénoïde, du chloroleucite et du noyau s'y produisent dans le même ordre ; de plus, l'orientation de ces éléments pendant la division n'est pas différente de celle que nous avons constatée dans les espèces de *Chlamydomonas* qui ont une chambre antérieure cytoplasmique et un chromatophore en cloche.

La multiplication des corpuscules verts à l'intérieur de l'hôte a été signalée par Max Schultze en 1851 chez le *Vortex viridis*, et par Schneider en 1871 dans l'*Acanthocystis viridis* (1) ; depuis, Balbiani, Geza Entz, Brandt, Nussbaumm, Dangeard, Famintzin et la plupart de ceux qui se sont occupés de ces corps ont tous vu leur segmentation. Quelques-uns, à tort certainement, prétendent que les Zoochlorelles se divisent en trois parties ; cette erreur provient de ce que la quatrième cellule est le plus souvent cachée par les trois autres. Mais il est plus difficile de savoir si la division est successive ou simultanée ; ici les avis sont partagés : *nos observations montrent que les deux bipartitions sont successives.*

La multiplication des corps verts en dehors de l'hôte a été fréquemment obtenue : Brandt avait remarqué la survie très longue de ces corpuscules lorsqu'ils étaient isolés de l'Hydre, de l'Infusoire ou du Spongille, par un moyen quelconque : leur division fut observée en culture par Haman (2) pour l'Hydre et les Spongilles, par Schewiakoff et Butschli pour le *Frontonia leucas*, par nous pour le *Paramœcium bursaria* et l'*Ophrydium versatile*, par Famintzin chez le *Stentor polymorphus* et le *Paramœcium*, par Beyerinck pour l'*Hydra viridis ;* c'est à ces

(1) Schneider : *Zur Kenntniss der Radiolarien* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 21, 1891).

(2) Haman : *Zur Entstehung und Entwick. der grunen Zeilen bei Hydra* (Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 37, 1882, p. 460).

deux derniers savants que l'on doit les recherches les plus précises sur ce sujet. Famintzin a employé pour la culture des algues vertes de la Paramécie une solution qui contenait pour 1000 parties d'eau distillée une partie de phosphate acide de potassium, une partie de sulfate d'ammoniaque, ainsi que du carbonate de magnésie et du sulfate de chaux en poudre ; pour les *Stentor*, il fallut modifier le milieu nutritif ; la réussite de la culture eut lieu dans une goutte d'agar-agar à 1,5 % et aussi dans une solution inorganique de silice, préparée d'après la méthode de Kühne. Beyerinck a cultivé les grains verts de l'Hydre dans de l'eau peptonisée ; mais ceux du *Stentor polymorphus* ont refusé de se développer dans les mêmes conditions.

Haberlandt a contesté ces résultats en se fondant sur les observations qu'il a faites sur la *Convoluta* (1) ; les corps verts de cette espèce conservent leur forme et leur couleur pendant trois ou quatre jours ; mais déjà ils montrent à ce moment une désagrégation du chloroleucite et du noyau : selon ce savant, on a confondu avec les Zoochlorelles d'autres algues qui apparaissent dans les cultures et s'y développent à leur place.

Cette critique n'est certainement pas applicable aux expériences de Famintzin et de Beyerinck ; elle ne l'est pas davantage aux nôtres. En revoyant nos anciens dessins des cultures du *Paramoecium*, nous avons acquis la conviction qu'il s'agissait bien de Zoochlorelles et non d'Algues différentes ; nous avions poussé la précaution, après avoir obtenu l'éclatement de l'infusoire dans nos cellules humides, de dessiner à la chambre claire les contours du protoplasme diffluent, avec la place des inclusions qu'il contenait : de la sorte, nous pouvions noter journellement les modifications qui se produisaient dans

(1) Haberlandt : *Loc. cit.*, p. 80.

la culture ; ces modifications consistaient dans un épaississement progressif de la membrane, dans une augmentation du volume des cellules et dans une segmentation analogue à celle qui s'opère à l'intérieur du corps de l'Infusoire.

La culture des Zoochlorelles dans des milieux nutritifs n'offre plus actuellement le même intérêt au point de vue de l'autonomie de ces algues ; leur nature ne peut plus être contestée, puisque nous avons démontré qu'elles présentent une organisation et un développement identiques à celui des *Chlamydomonas;* mais des cultures, en mettant l'algue dans les conditions où elle vivait primitivement, pourraient peut-être déterminer une production de zoospores ; nous serions alors beaucoup plus à l'aise dans la recherche des affinités.

IV

On ne saurait plus, à l'heure actuelle, accorder aucune créance aux idées émises par Geza Entz sur les affinités des Zoochlorelles. D'après ce savant (1), les corpuscules verts des animaux, mis en liberté, se transformeraient en *Tetraspora*, *Palmella*, *Gloeocystis*, *Pleurococcus*, *Raphidium*, *Scenedesmus ;* quelques-uns formeraient des kystes d'où sortiraient ensuite des *Chlamydomonas* ou des *Euglena ;* enfin, cette évolution pourrait se produire à l'intérieur même de l'hôte, car, suivant Geza Entz, un *Stentor polymorphus*, abandonné dans une eau rarement renouvelée, finit par se remplir d'algues appartenant aux espèces signalées précédemment.

L'opinion de Kessler est que les Zoochlorelles sont la forme palmellaire d'algues chlorophycées, plus élevées en

(1) Geza Entz : *Uebe die Natur der Chlorophyll korperchen niederer Thiere* (Biol. Centr., Bd. I, 1881-1882, p. 648).

organisation (1) : il a vu, prétend-il, les corps verts d'une Planaire d'eau douce se transformer en zoospores.

C'est Brandt qui a désigné les algues vertes parasites des animaux sous le nom de Zoochlorelles, et il a créé deux espèces (2) : *Z. conductrix* et *Z. parasitica*. La première se trouverait dans l'*Hydra viridis*, les Stentors, les Paramécies, etc. ; la seconde dans les Spongilles, et probablement aussi dans les Planaires d'eau douce. Malheureusement, il n'existe pour distinguer ces deux espèces aucun autre caractère, qu'une différence de taille : le diamètre de *Z. conductrix* est de 3 à 6 μ ; celui de *Z. parasitica* varie de 1, 5 à 3 μ.

Une troisième espèce de *Zoochlorella* a été établie par Famintzin sous le nom de *Z. maxima* : son diamètre atteint 12 μ ; elle habite à l'intérieur des *Stylonychia* et de certains Stentors (3).

Cette classification est évidemment trop artificielle : elle ne répond pas à la notion d'espèce. Il est fort possible que les grains verts des animaux appartiennent non seulement à des espèces différentes, mais encore à plusieurs genres distincts : une seule objection, qui a bien sa valeur, il est vrai, plaide contre cette manière de voir ; c'est l'uniformité du mode de division ; le nombre de spores formées à l'intérieur du sporange est toujours de quatre, sauf pour la *Zoochlorella maxima* : il est bon de remarquer toutefois que cette disposition est commune à beaucoup d'algues inférieures, appartenant à des familles différentes.

Les Zoochlorelles ont été rapprochées par nous (4) et

(1) Kessler : *Zoochlorella. Ein Beitrag zur Lehre von der Symbiose* (Arch. f. Phys., 1882).

(2) Brandt : *Ueber die Morph. und phys. Bedeutung des Chlorophylls bei Thieren* (Archiv. f. Phys., 1882).

(3) Famintinz : *Loc. cit.*, p. 14-15.

(4) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*

par Penard (1) des *Palmella* ; Brandt, Famintzin et Beyerinck en font des Protococcacées. Cette divergence d'appréciation est plutôt apparente que réelle, car il n'existe aucune limite bien tranchée entre les Palmellacées et les Protococcacées ; une détermination plus précise seule offre de l'intérêt, et c'est ce que Beyerinck a tenté d'obtenir.

La *Chlorella vulgaris* est une algue commune vivant en liberté dans l'eau des fontaines et des étangs ; Famintzin l'a rencontrée également sur des plantes mortes en décomposition. Les cellules de cette algue sont arrondies : elles ont un chloroleucite en calotte, un pyrénoïde plus ou moins apparent et un noyau situé dans la partie incolore ; le diamètre est de 3 à 8 μ. Ces caractères correspondent bien à ceux des Zoochlorelles, mais plusieurs algues inférieures ont une organisation semblable à un moment donné de leur existence : aussi est-on en droit de se demander si les Zoochlorelles peuvent être assimilées au *Chlorella vulgaris*.

Or Beyerinck ayant obtenu des cultures des Zoochlorelles de l'*Hydra viridis* dans de l'eau peptonisée les a comparées à celles du *Chlorella vulgaris*, faites dans des conditions analogues ; il admet finalement que les deux espèces sont identiques (2). Cette assimilation a été adoptée par *Artari* qui range les *Chlorella* dans le genre *Pleurococcus* (3) ; la *Chlorella vulgaris* devient le *Pleurococcus Beyerinckі* Art.

Le problème des affinités des Zoochlorelles n'a certainement pas reçu sa solution définitive : il suffit pour le constater de signaler une différence importante entre le mode de division des cellules de la *Chlorella vulgaris* et

(1) Penard : *La chlorophylle dans le règne animal* (Arch. des sc. phys. et nat., t. XXIV, 1890, p. 664).

(2) Beyerinck : *Loc. cit.*, p. 783.

(3) Artari : *Untersuchungen über Entw. und Syst. einiger Protococcoideen* (Bull. soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1892, p. 246).

celui des corpuscules verts parasites des animaux.

Dans le *Chlorella vulgaris*, les bipartitions successives qui se font suivant des plans normaux donnent naissance à deux, quatre, huit, seize parties, sans qu'une croissance correspondante se fasse dans la cellule-mère. La division débute par le chromatophore ; elle est suivie par celle du noyau : finalement, la cellule-mère contient seize cellules qui sont mises en liberté par rupture de la membrane ; elles atteignent bientôt leur dimension définitive. Or, *dans les Zoochlorelles, la cellule-mère se divise en quatre et non en seize cellules* : c'est là une différence dans le mode de développement dont on ne saurait méconnaître l'importance.

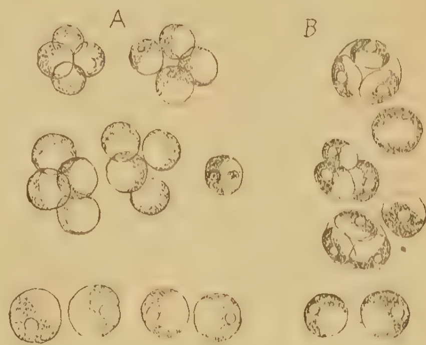


Fig. 2. — La *Chlorella vulgaris*. — A. Individus examinés immédiatement après la récolte ; B. Individus cultivés dans l'eau ordinaire.

La question des affinités des Zoochlorelles est beaucoup trop complexe pour qu'on puisse songer à la résoudre autrement que par des cultures nombreuses et des essais d'inoculation : à ceux qui voudront les entreprendre, nous soumettons deux observations qui pourront peut-être les aider dans leurs recherches. Nous avons l'habitude, en excursion, de recueillir, dans les mares ou dans les bassins, les eaux qui présentent une couleur verte : nous y trouvons en général des Euglènes, des Chlamydomonadinées diverses, des Volvocinées, etc. ; or, il nous est arrivé plusieurs fois d'être déçu dans notre attente ; c'est lorsque l'eau présente une teinte verte légère et presque uniforme. Dans ces conditions, il est sou-

vent très difficile de reconnaître la cause de la coloration : elle est due à la présence d'une petite algue qui flotte dans le liquide; cette algue possède les caractères de grosseur et de structure de la *Chlorella vulgaris.*

Nous avons suivi son développement dans l'eau ordinaire : les cellules, exactement sphériques, ont un chloroleucite en croissant qui souvent n'occupe pas plus de la moitié de la cellule (fig. 2, A) ; le reste est rempli par le cytoplasme incolore renfermant le noyau ; le pyrénoïde est visible dans la plupart des cellules. En cherchant à suivre le développement de cette algue, sans précaution préalable, on ne voit que des cellules isolées ou beaucoup plus rarement des cellules assemblées par quatre ; les cellules de ces petites colonies ont repris leur grosseur ordinaire et, autour d'elles, on ne distingue aucune trace de membrane (fig. 2, A): le pyrénoïde est alors souvent absent.

On obtient assez facilement par décantations successives une eau plus riche en algues; les *Chlorella* finissent alors par former au fond des soucoupes de culture une couche verte d'épaisseur appréciable. En examinant au bout d'une quinzaine de jours ces cultures, on constate une multiplication de l'algue (fig. 2, B); la membrane des cellules s'est épaissie, le pyrénoïde est devenu plus apparent et de nombreuses cellules sont en division ; il se produit deux bipartitions successives, avec division du chromatophore, du pyrénoïde et du noyau ; la membrane du sporange se gélifie et les cellules se trouvent mises en liberté dans une masse commune, mucilagineuse. Ce mucilage ne se voit qu'à l'aide des réactifs; sa présence nous explique comment, dans les récoltes, on trouve des colonies de quatre cellules flottant librement dans l'eau : ces cellules, après leur sortie du sporange, sont retenues un certain temps ensemble, par cette substance gélatineuse.

Selon toute probabilité, notre algue est identique au *Chlorella vulgaris* de Beyerinck : elle correspond bien

d'un autre côté à la forme décrite sous le même nom par Famintzin. Il faut donc admettre que, dans les conditions ordinaires, le nombre des cellules formées dans chaque sporange est de quatre : il est plus élevé et peut s'élever jusqu'à seize, si l'algue est cultivée dans un milieu nutritif.

Cette conclusion trouve un appui dans les observations récentes de Krüger : cet auteur a étudié avec beaucoup de soin une nouvelle espèce de *Chlorella* : la *C. protothecoïdes* (1) ; or, cette algue donne des sporanges renfermant quatre spores seulement, ou un nombre plus élevé, selon les milieux de culture employés.

Il est fort possible que la *Chlorella vulgaris* puisse fournir des corpuscules verts à un certain nombre d'animaux ; nous venons même de faire disparaître une des objections qui s'opposaient à une identification avec les Zoochlorelles de l'*Hydra viridis*, faite par Beyerinck, en montrant que la *Chlorella* se multiplie normalement dans l'eau au moyen de sporanges à quatre cellules ; mais il sera bon de porter les investigations de plusieurs côtés à la fois.

Notre travail a fait ressortir la grande ressemblance qui existe entre le développement des Zoochlorelles et celui des *Chlamydomonas ;* cette ressemblance peut n'être, comme celle des *Chlorella*, que le résultat d'une parenté plus ou moins éloignée avec les Chlamydomonadinées : nous avons démontré ailleurs que cette dernière famille est la souche qui a donné naissance aux Chlorophycées et plus directement à toutes les algues vertes unicellulaires : *Tetrasporaceae*, *Chlorosphaeraceae*, *Pleurococcaceae*, *Protococcaceae*, etc.

Mais il se pourrait que, dans certains cas, la parenté

(1) Krüger : *Ueber zwei aus Saftflüssen rein gezuchtete Algen* (Beitrage zur Phys. und Morph. niederer organismen, Viertes Heft, Leipzig, 1894).

fût plus étroite : on devra rechercher si certaines Zoochlorelles, et en particulier la *Zoochlorella maxima* Famintz., ne sont point susceptibles de fournir à un moment donné des zoospores ; une de nos observations tendrait à le faire croire.

Nous avons étudié, il y a quelque temps, tout à fait incidemment, une espèce nouvelle de *Chlamydomonas*, qui se trouvait en compagnie d'algues diverses et d'infusoires : nous la désignerons sous le nom de *Ch. conica* sp. nov. à cause de sa forme : les deux flagellums qui sont un peu

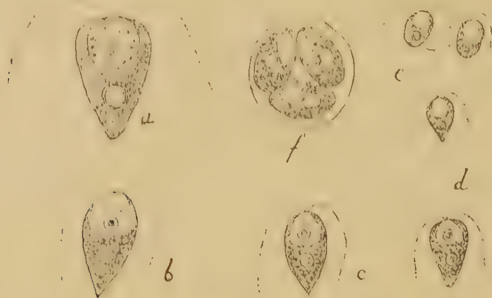


Fig. 3. — Le *Chlamydomonas conica* sp. nov. Gross. 800.

plus longs que le corps, sont insérés à la partie antérieure élargie de la cellule ; le chromatophore est en cloche : son pyrénoïde est très apparent ; le cytoplasme occupe une chambre antérieure, limitée latéralement par le chloroleucite : au milieu se trouve un noyau nucléolé (fig. 3). L'espèce se reproduit à la façon ordinaire, au moyen de sporanges à quatre zoospores : mais nous avons été frappé par la diminution très rapide du volume des zoospores ; celles-ci, au bout de quelques générations, n'avaient qu'une dizaine de μ tout au plus ; c'est à ce moment que sont apparus dans nos cultures quelques rares exemplaires d'une Paramécie incolore qui était vraisemblablement le

Paramœcium aurelia ; les infusoires n'ont pas tardé à ingurgiter en grand nombre les zoospores de notre *Chlamydomonas* ; celui-ci ressemblait alors tout à fait aux Zoochlorelles. Ces zoospores du *Chlamydomonas conica* ont été sans doute digérées par la suite ; mais s'il s'était agi d'une espèce d'Infusoire moins vorace, ayant un protoplasme moins actif que celui du *Paramœcium aurelia*, il est raisonnable de supposer qu'elles auraient pu s'acclimater dans leur nouveau milieu : dans ce cas, on les aurait certainement confondues facilement avec celles du *Paramœcium bursaria* et des *Stentor*.

V

Les relations entre l'algue et l'animal sont de celles que l'on est convenu de désigner sous le terme de symbiose, proposé par de Bary (1) en 1879 : mais ces relations sont complexes et encore très incomplètement élucidées.

Les rapports entre l'algue et la cellule animale sont compris par Geddes de la manière suivante : « Pour une cellule végétale, on ne peut imaginer une existence plus idéale que dans l'intérieur d'une cellule animale, assez transparente pour ne pas exclure de lumière et assez bien vivante pour les fournir abondamment d'acide carbonique et de matières azotées. Et réciproquement, pour une cellule animale, c'est l'idéal de posséder un assez grand nombre de cellules végétales en esclavage, qui servent à éliminer les matières usées, à fournir de l'amidon et à être digérées après leur mort (2). »

Bouvier pense que cette formule, dans laquelle sont brièvement résumés les rapports des deux symbiotes dans le cas des cellules jaunes des Radiolaires, paraît de nature

(1) E. de Bary : *La Symbiose* (Revue intern. des sciences, t. III, 1879).

(2) Geddes : *Sur la nature et sur les fonctions des cellules jaunes des Radiolaires et des Coelentérés* (Arch. zool. exp., t. X, 1882, p. XXXI).

à être unanimement acceptée, en ce qui concerne les Zoochlorelles, avec cette restriction toutefois que ces rapports d'associés sont, très fréquemment, simplement utiles, très rarement tout à fait nécessaires, si tant est qu'ils le soient jamais. Après avoir constaté qu'on ne possède aucune expérience précise démontrant l'utilité de l'animal pour l'algue, Bouvier ajoute que la difficulté qu'on éprouve à cultiver isolément les Zoochlorelles est une preuve manifeste de cette utilité (1). Cette raison ne nous paraît pas décisive et on nous permettra d'exposer les motifs de notre manière de voir :

L'algue, avant d'être domestiquée par l'animal, vivait dans l'eau ou sur les milieux humides ; son développement s'y faisait normalement, comme celui des autres algues inférieures ; si l'identification des Zoochlorelles de l'Hydre avec la *Chlorella vulgaris* est exacte, nous devons admettre que l'algue se trouve encore *à l'état sauvage* — qu'on nous permette l'expression, — et elle ne s'en porte pas plus mal, au contraire.

En effet, quel est le sort de l'algue domestiquée par la cellule animale ? Assez fréquemment elle est, après un temps plus ou moins long, digérée par son hôte : c'est une destruction complète. Dans la situation la plus favorable, elle ne tarde pas à se trouver modifiée dans son organisation, affaiblie dans sa résistance vitale, si bien qu'elle est incapable, le plus souvent, si elle est mise en liberté, soit par la mort de l'hôte, soit par toute autre cause, de continuer son développement dans le milieu extérieur. La Zoochlorelle, pendant son séjour à l'intérieur de l'animal, a-t-elle du moins une vigueur et une rapidité de multiplication pouvant compenser les inconvénients de l'association que nous venons de signaler? Evidemment non : cette multiplication est limitée ; si elle était aussi rapide

(1) Bouvier : *Loc. cit.*, p. 139-140.

que celle de la plupart des algues inférieures, la cellule animale finirait bien vite par être complètement remplie de ces algues vertes et par éclater ; il existe donc une autorégulation dont nous ignorons le mécanisme ; comme le résultat est une limitation dans la production des cellules vertes, on peut hardiment conclure que les bénéfices de l'association ne sont pas en faveur de l'algue.

Ceci admis, rien n'empêche de penser que la Zoochlorelle puisse emprunter à l'animal l'acide carbonique nécessaire à la fonction chlorophyllienne ; mais elle le trouverait tout aussi bien que les autres algues dans un milieu différent.

La nutrition superficielle donne lieu aux mêmes remarques que la nutrition holophytique ; la plupart des algues vertes se contentent, comme milieu, de l'eau ordinaire où elles trouvent tout ce qui leur est nécessaire pour assurer leur nutrition ; la *Chlorella vulgaris* vit et se développe dans ces conditions ; une autre algue voisine, sinon identique, le *Chlorococcum protogenitum*, a été rencontrée dans l'eau distillée conservée longtemps (1). Il en serait de même certainement des Zoochlorelles, si elles ne se trouvaient modifiées par leur habitat spécial : elles jouent le rôle de nourrices ; il leur faut donc une nourriture plus riche ; elles empruntent probablement à l'animal certaines substances azotées qui leur manquent ensuite, lorsqu'elles sont replacées brusquement dans le milieu extérieur ; mais ce besoin est né de l'association, et il ne disparaît pas avec elle.

En résumé, le seul bénéfice retiré par l'algue de son association avec la cellule animale est un profit qui ne concerne que des individualités définies et non l'espèce elle-même. Ces individualités, en s'adaptant à leur nou-

(1) Rabenhorst : *Flora europaea algarum aquae dulcis et submarinae*, S. III, p. 58, Leipzig, 1868.

veau milieu, ont gagné de n'être digérées que partiellement; c'est à titre d'aliments, en effet, qu'elles ont été introduites dans l'organisme animal, et elles ont réussi à jouer ce rôle, tout en sauvegardant plus ou moins longtemps leur vitalité : le milieu extérieur offrira toujours à l'espèce elle-même des conditions beaucoup plus avantageuses au point de vue de la sécurité et au point de vue de l'activité reproductrice.

Les bénéfices de l'association en ce qui concerne les animaux sont beaucoup moins problématiques.

On peut constater d'abord avec Brandt que la plupart des animaux colorés en vert ne mangent pas ou mangent très peu; la *Convoluta Roscoffensis* se nourrit exclusivement aux dépens des Zoochlorelles, selon Geddes et Haberlandt. Il existe bien quelques exceptions, comme celle qui nous est offerte par le *Paramœcium bursaria;* mais elles n'infirment pas la règle générale.

La nutrition de l'animal aux dépens des Zoochlorelles est directe ou indirecte; elle est directe, lorsque les algues sont digérées au même titre qu'un aliment ordinaire : cela arrive fréquemment, comme en témoignent les observations de Beyerinck, de Famintzin, de Le Dantec et les nôtres.

On voit les Zoochlorelles changer de couleur : elles deviennent brunes, ou prennent une teinte rougeâtre, et passent ensuite à l'état de résidus.

D'après Haberlandt (1), cette nutrition directe ne s'effectue pas dans la *Convoluta Roscoffensis* sur l'algue tout entière : celle-ci détache des particules plasmatiques qui deviennent libres et sont, présume-t-on, digérées par l'animal : ces fragments comprennent, outre leur charpente cytoplasmique, des granules d'amidon; cette observation mériterait d'être confirmée, à cause de son caractère vraiment singulier.

(1) Haberlandt : *Loc. cit.*

Le plus souvent, la nutrition est indirecte : dans ce cas, l'animal emprunte à l'algue ses réserves amylacées provenant de la fonction chlorophyllienne : c'est l'avis de Geddes, de Brandt; ces substances passeraient par osmose dans le protoplasme.

Nous avons émis autrefois une opinion qui complète la précédente ; elle s'appuie maintenant sur des faits suffisamment probants pour mériter d'attirer l'attention. Dans l'*Ophrydium versatile*, dans l'*Anisonema viridis*, on remarque une abondante production de gélatine : cette gélatine ne peut provenir directement du Protozoaire ; elle est fournie certainement par la fonction chlorophyllienne : l'algue abandonne cette substance dans le protoplasma où elle vit, et cette sécrétion est utilisée par l'animal; si cette sécrétion est trop abondante pour être employée en totalité à la nutrition de l'Infusoire, celui-ci s'en débarrasse dans le milieu extérieur. Cette sécrétion de gélatine n'est pas douteuse : elle se produit chez toutes les algues qui ont des affinités avec les Zoochlorelles ; nous avons vu que la *Chorella vulgaris* ne fait pas exception ; dans les cultures effectuées dans l'eau pure, nous avons reconnu une abondante production de gélatine.

Ce sont là, pour l'animal, les bénéfices les plus nets qu'il retire de son association avec les Zoochlorelles : il peut sans doute encore utiliser l'oxygène dégagé par l'algue (1) ; mais il l'emprunterait tout aussi bien généralement au milieu extérieur : ce n'est que dans le cas d'eaux fangeuses, insuffisamment aérées, que l'oxygène des Zoochlorelles peut devenir nécessaire à la vie de l'animal : encore, les expériences faites à ce sujet ne sont-elles pas jusqu'ici suffisamment concluantes.

(1) Geddes : *Loc. cit.*, et *Further Researches on Animals containing Chlorophyll* (Nature, vol. XXV, 1882).

OBSERVATIONS SUR LE DÉVELOPPEMENT

DU

PANDORINA MORUM

Par P.-A. DANGEARD

Pringsheim, en décrivant la conjugaison des gamètes du *Pandorina Morum* (1), annonçait la publication prochaine d'un travail sur la formation des colonies dans cette espèce ; mais ce savant n'a jamais donné suite à son projet.

Stein a donné de très belles figures du *Pandorina Morum* (2) ; mais elles ne fournissent aucun renseignement précis sur le mode d'organisation des colonies.

Aussi Butschli est-il forcé de constater l'ignorance où l'on est de ce développement ; d'après les observations de Braun, il est très vraisemblable, dit-il, qu'il existe un stade *Gonium* dans cette espèce comme chez l'*Eudorina*, mais on ne peut l'affirmer avec certitude (3).

C'est ce qui fait dire à Wille, lorsqu'il parle des Vol-

(1) Pringsheim : *Ueber Paarung der Schwarmsporen* (Monatsb. der Berl. Akad., 1869).

(2) Stein : *Der Organismus der Infusionsthiere*, III *Abth.*, I *Halfte*, *Leipzig*, 1878, Pl. XVI-XVII.

(3) Butschli : *Protozoa*, p. 773.

vocaccées : « Es entsteht hier (vielleicht mit Ausnahme von *Pandorina*) durch Theilung in zwei Richtungen des Raumes eine Zellplatte, welche entweder unverandert bleibt (*Gonium*), oder sich glockenformig zu einer Hohlkugel zusammenbiegt (Eudorina) (1). »

Dans notre mémoire sur les algues, publié en 1888, nous avons mis hors de doute l'existence d'un stade *Gonium* dans le *Pandorina* en indiquant le sens des divisions successives de la cellule-mère (2). « Il se produit d'abord, dans la cellule, deux divisions en croix ; puis chacun des quatre segments se divise en deux ; les lignes de division sont perpendiculaires entre elles, d'un segment à l'autre : il en résulte huit cellules qui prennent bientôt une disposition spéciale (fig. 2 du mémoire) ; on arrive au stade 16 par des divisions qui se font comme l'indique le pointillé de la fig. 2. A ce stade, la colonie est légèrement concave ; les cellules acquièrent des cils ; cette colonie se meut et les bords se rejoignent rapidement pour constituer une colonie sphérique qui devient libre ; cela rappelle exactement ce qui se passe chez l'*Eudorina*.

Bruno Schroder a donné récemment une courte description de la reproduction asexuelle du *Pandorina Morum* ; elle confirme nos propres observations et elle les complète sur plusieurs points (3).

« Im gevöhnlichen vegetativen Zustande haben die Colonien von *Pandorina* eine ellipsoïdische Gestalt wahrend die einzelnen Zellen derselben den keilformigen Theilen einer zerschnittenen Kugel gleichen, deren zugespitzte Enden

(1) Wille : *Volvocaceæ*, in Engler et Prantl (Naturl. Pflanzenf., I, 2, p. 32).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les algues* (Le Botaniste, 1re série, p. 153).

(3) Bruno Schroder : *Dangeardia, ein neues Chytridineen genus auf Pandorina Morum* (Bericht. der deutsch. Bot. Gesellschaft, 1898, Bd. XVI, p. 316).

sämmtlich nach dem Centrum der Colonie zu gelegen find. Ehe die Zellen zur ungeschlechtlichen Vermehrung schreiten, beginnt die gemeinsame gallerthülle der Colonie bedeutend zu quellen, erheblich findet dies auch mit der besonderen Gallerthülle einer jeden *Pandorina* Zelle statt. Die keilformigen Zellen weichen aus einander und runden sich ab, so dass sie Kugelgestalt annehmen. In diesem Stadium sieht namentlich bei Betrachtung derselben mit schwachen Systemen die *Pandorina* der ihr nahe verwandten *Eudorina* zum verwechseln ähnlich, so dass es manchmal nicht möglich ist, beide aus einander zu halten. Die einzelne *Pandorina*-Zelle wiederum gleicht dann einer *Chlamydomonas ;* fig. (a b c) ich will diesen Entwickelungszustand als das *Chlamydomonas*-Stadium bezeichnen. (Vergl. mit meiner fig. c. auch Goroschankin : Beiträge zur Kenntniss der Chlamydomonaden, I, in Bull. de la Soc. Impér. des naturalistes de Moscou, n° 3, tab. XV, fig. 23, 1890. — Desgl. auch E. O. Dill : Die Gattung Chlamydomonas in Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanick, Band XXVIII, fig. 3, 4, 5.) Die erste Theilungsebene der kugeligen *Pandorina*-Zelle beginnt zwischen den Ansatzstellen der beiden Cilien (Fig. b) mit einer einseitigen Einschnürung, worauf eine fortschreitende Theilung der *Pandorina*-Zelle in 2 Häften stattfindet, nachdem die Cilien selbst, der rothe Augenfleck und die Vacuolen verschwunden sind (fig. c.) Darauf erfolgt senkrecht zur primären Theilungsebene das Auftreten einer secundaren, wodurch 4 Theile gebildet werden (fig d). Dann tritt ein Stadium von 8 Theilen ein, die zu zweimal vier kreuzweise einander gegenüber gelagert sind und zwar in einer Ebene, etwa wie Zellen von *Gonium pectorale* (Fig. e und f, letztere Seitenansicht von e), worauf nochmals eine Theilung, in 16 Zellen, erfolgt (fig. g). Dieser Theilungszustand mag *Gonium*-Stadium benannt werden. Durch sphaerocentrische

Umlagerung der Zellen des 16-zelligen *Gonium*-Stadiums entsteht darauf eine Zellcolonie, wie sie in vergrossertem Maasstabe *Pandorina* im gewöhnlichen vegetativen Zustande (fig. 4) darstellt. »

Le présent travail a pour but d'indiquer : A) *La structure des zoospores* ; B) *Le mode de division des cellules-mères lors de la formation des jeunes colonies ;* pour faire ces observations, nous n'avons pas eu à notre disposition de cultures pures de *Pandorina ;* les individus de cette espèce que nous avons réussi à colorer se trouvaient mélangés à d'autres algues, et ils étaient peu nombreux ; c'est ce qui explique qu'à côté de faits importants et bien établis, il se trouve quelques légères lacunes que nous sommes le premier à regretter.

A

Les colonies du *Pandorina Morum* comprennent assez souvent seize individus ; mais on rencontre parfois des colonies de huit cellules et d'autres ayant trente-deux cellules ; ces colonies sont entourées d'une membrane commune qui se subdivise, d'après Stein, en une enveloppe externe primaire et une enveloppe interne secondaire ; celle-ci devient épaisse et présente des stries concentriques (1). Klebs a montré que l'enveloppe gélatineuse externe présentait une striation radiaire sous l'influence de certains réactifs, alors que la membrane interne se colorait d'une façon homogène en tous ses points (2). Chaque cellule d'une colonie a la structure d'un *Chlamydomonas ;* pendant la période végétative, ces cellules sont claviformes, la pointe étant située du côté du centre ;

(1) Stein : *Loc. cit.*, pl. XVI-XVII.

(2) Klebs : *Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten* (Unters. aus dem Bot. Inst. zu Tübingen, 1886, p. 398-399).

elles se touchent alors intimement par leurs parois radiales.

On différencie facilement, à l'aide des doubles colorations, le chloroleucite en cloche et la chambre antérieure renfermant le noyau.

Le chloroleucite occupe les deux tiers de la cellule ; sa structure est alvéolaire et chaque alvéole renferme un granule d'amidon ; il renferme un très gros pyrénoïde qui se comporte comme celui des *Chlamydomonas* avec les réactifs nucléaires ; sa substance est homogène ; elle se colore en beau rouge avec la fuchsine acide.

La chambre antérieure renferme un cytoplasme légèrement chromatique, homogène ou finement granuleux ; les granules, lorsqu'ils sont visibles, dessinent souvent une sorte de réseau irrégulier. Le noyau est situé au milieu du cytoplasme ; il est entouré d'une membrane nucléaire ; au centre se trouve un nucléole dont la grosseur est variable, et ce nucléole est entouré par un nucléoplasme homogène ou granuleux (fig. 1, pl. V).

Les deux flagellums partent directement du cytoplasme ; ils sont un peu plus longs que le corps lui-même ; à leur base, on trouve deux vacuoles assez rapprochées qui apparaissent et disparaissent alternativement ; enfin chaque cellule est munie d'un point oculiforme rouge placé latéralement.

En résumé, les cellules d'une colonie de *Pandorina Morum* possèdent exactement la structure d'un *Chlamydomonas* ou d'un *Carteria ;* c'est ce qui nous dispense d'insister davantage sur ce sujet, le lecteur pouvant se reporter pour les détails à nos recherches sur les Chlamydomonadinées (1).

Chaque zoospore est entourée d'une membrane propre,

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches sur les Chlamydomonadinées* (Le Botaniste, 6e série, février 1899).

et de plus, elle peut sécréter au dehors une substance gélatineuse ; c'est cette substance qui englobe sous l'enveloppe commune toutes les cellules d'une même colonie.

B

Une colonie de *Pandorina Morum* doit être assimilée à un sporange de *Chlamydomonas* dont les zoospores seraient restées à l'intérieur de la cellule-mère, sous une membrane commune, au lieu de devenir libres et de se développer isolément.

Aussi la formation de nouvelles colonies n'est-elle en réalité qu'une production de zoospores dans un sporange; comme nous avons décrit dans les Chlamydomonadinées le mode de division de la cellule-mère et les phénomènes de karyokinèse qui accompagnent cette division, nous n'avons besoin ici d'insister que sur les modifications qui tiennent à l'organisation particulière du *Pandorina*.

Au moment de la sporulation, le volume de la colonie a augmenté beaucoup (fig. 2, pl. V); chaque zoospore se trouve séparée de ses voisines par un espace plus ou moins grand ; cela tient soit à un gonflement de la substance gélatineuse qui unit les cellules entre elles, soit à une production active supplémentaire de gélatine par ces cellules au moment de leur entrée en division ; la première hypothèse est la plus vraisemblable.

Les cellules-mères s'arrondissent plus ou moins, et l'aspect général rappelle en ce moment celui d'une colonie d'*Eudorina elegans* : elles ne tardent pas à se mettre en division.

Il suffit d'examiner la sporulation dans une seule cellule-mère ; les mêmes stades se reproduisent dans tous les individus d'une colonie ; mais les divisions ne se font pas simultanément : certains sporanges sont à leur première

bipartition, alors que d'autres sont déjà divisés en quatre ou en huit parties ; cette constatation prouve qu'il n'y a pas une impulsion unique dans la colonie, mais qu'au contraire les individus qui la composent sont réellement indépendants (fig. 2-6, pl. V).

La division de la cellule-mère s'annonce par des changements dans la structure du noyau ; le nucléole disparaît et les phénomènes de karyokinèse se passent exactement comme chez les Chlamydomonadinées ; le fuseau achromatique est perpendiculaire à l'axe et il s'étend dans toute la largeur de la chambre renfermant le cytoplasme. Nous avons rencontré un assez grand nombre de fuseaux, soit au stade de la plaque équatoriale, soit au stade tonnelet. Le nombre des chromosomes est d'une douzaine environ ; ils sont excessivement petits, et pour les distinguer il faut avoir la chance de pouvoir observer de face une plaque équatoriale; dans ce cas, on les voit sous l'aspect de petites granulations chromatiques (fig. 4, pl. V, a).

La substance du fuseau est homogène; elle se colore peu ou point avec les réactifs nucléaires ; nous avons réussi à voir sur certaines préparations des fils achromatiques distincts dont le nombre correspondait approximativement à celui des chromosomes (fig. 4, pl. V, a) ; nous n'avons pas vu de centrosomes aux pôles du fuseau.

Les noyaux-frères se reconstituent à l'anaphase avec des granulations chromatiques qui semblent s'allonger et s'enchevêtrer ; puis ces noyaux se rapprochent de l'axe longitudinal du sporange ; c'est à ce moment qu'on aperçoit une échancrure antérieure qui s'étend progressivement et divise le corps en deux moitiés symétriques (fig. 2, pl. V).

La division du pyrénoïde s'effectue à peu près en même temps que celle du noyau ; mais il n'y a rien d'absolu ;

parfois, la cellule-mère renferme quatre pyrénoïdes, alors que le noyau n'a pas encore commencé sa seconde bipartition ; dans d'autres sporanges, on voit seulement deux gros pyrénoïdes, bien que quatre noyaux soient déjà au stade de la plaque équatoriale (fig. 4, pl. V, a).

La seconde bipartition du corps est perpendiculaire à la première ; cela tient à ce que l'axe du fuseau se place comme chez les Chlamydomonadinées dans le sens de la plus grande largeur du cytoplasme (fig. 2-3, pl. V

A la troisième bipartition, chacun des quatre noyaux se trouve enfermé dans une sorte de triangle rempli par le cytoplasme (fig. 3, pl. V) ; les fuseaux se placent ordinairement suivant la base externe de ce triangle qui est la plus large ; la bipartition du corps se faisant toujours perpendiculairement au fuseau, il en résulte qu'à ce stade les huit cellules sont disposées radialement autour de l'axe, avec des différences légères qui tiennent à ce que la ligne de séparation au lieu de tomber juste au centre dévie *légèrement soit à droite, soit à gauche.*

Entre la seconde bipartition et la troisième, il se produit une modification importante dans la structure du chloroleucite ; elle correspond à une augmentation de volume de la cellule-mère ; on ne distingue plus dans la masse du chloroleucite les traces des divisions précédentes ; sa substance a perdu la plupart des granules amylacés qu'elle contenait et elle est devenue achromatique ; on y voit pourtant encore le plus souvent les pyrénoïdes au nombre de quatre ou de huit ; ils sont rapprochés du cytoplasme (fig. 6-7, pl. V, a).

Le cytoplasme occupe la face antérieure de la cellule-mère ; il est devenu assez abondant et se colore bien par les réactifs ; il forme une sorte de plaquette irrégulière contenant les huit noyaux ; ces noyaux sont constitués par une masse sphérique de nucléoplasme renfermant des filaments enchevêtrés ; ils passent plus tard à l'état de

repos et acquièrent un nucléole ; à chacun des noyaux correspond un mamelon ; des lignes de séparation, souvent à peine perceptibles, indiquent le sens des cloisonnements successifs et séparent ces mamelons entre eux ; nous avons constaté plusieurs fois que l'ensemble des huit protubérances était légèrement concave par rapport à la surface de la colonie ; c'est le début de l'invagination (fig. 7, pl. V, a).

Les huit cellules se délimitent finalement d'une manière plus nette et elles se présentent, vues de face, avec la disposition qu'elles ont dans le genre *Gonium* (fig. 9, pl. V); il est probable que les pyrénoïdes se distribuent aux huit cellules; mais il ne serait pas impossible que dans certains cas les pyrénoïdes des zoospores fussent de nouvelle formation : on sait que les deux cas se présentent chez les Chlamydomonadinées (1) : nous pensons qu'il en est de même dans le *Pandorina Morum*, car dans un certain nombre d'exemplaires, on ne voyait plus au stade huit, les anciens pyrénoïdes; ils avaient totalement disparu.

Chaque zoospore, en se différenciant, prend pour former sa chambre antérieure tout le cytoplasme délimité par les cloisonnements ; mais elle n'utilise pour son chromatophore que la partie du chloroleucite qui touche directement au cytoplasme et qui a parfois conservé des traces de sa structure alvéolaire primitive. On s'explique ainsi pourquoi les zoospores d'une colonie jeune, ont une longueur qui n'est que la moitié ou le tiers de celle qu'avait la cellule-mère elle-même ; le reste du chloroleucite, envahi par de l'eau, constitue la cavité générale à l'intérieur de laquelle la jeune colonie évoluera.

Nous n'avons pas réussi à observer la quatrième bipartition du noyau de la cellule-mère donnant lieu à des

(1) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.*, p. 191-193.

colonies de seize cellules ; mais cela n'a aucune importance; la karyokinèse se produit avec les mêmes caractères dans les divisions successives; nous savons, d'un autre côté, que l'arrangement des seize cellules définitives sur un plan est le même que dans les *Eudorina* et les *Gonium*.

La jeune colonie est légèrement concave : les bords se rejoignent rapidement pour constituer une colonie sphérique qui devient libre. Les choses se passent de la même manière avec huit cellules ; tout au plus peut-on noter une plus grande indépendance dans le mouvement d'orientation des zoospores (fig. 7, pl. V, b).

Stein a représenté un stade dans lequel les individus d'une colonie sont élargis et se touchent latéralement en dessinant une sorte de réseau cellulaire à larges mailles hexagonales, pentagonales ou quadrangulaires (1) ; à ce moment, l'apparence du chromatophore est bien particulière ; il n'a plus qu'une légère teinte verte et il présente des stries assez larges qui rayonnent autour du centre de la cellule resté incolore.

Nous avons revu des colonies de ce genre (fig. 5, pl. V) et nous regrettons de ne pas les avoir étudiées avec plus de soin ; Stein ne leur attribue qu'un noyau ; il semble pourtant, d'après le contenu aqueux du chloroleucite et d'après la forme générale des cellules, que ces colonies soient déjà à une période assez avancée de la sporulation ; toutefois, nous ne saurions l'affirmer, puisque nos dessins ne portent aucune mention de cloisonnement dans la partie centrale incolore ; par contre, les cellules renfermaient deux vacuoles contractiles qui fonctionnaient avec une très grande activité ; il faudra donc étudier à nouveau ces sortes de colonies.

(1) Stein : *Loc. cit.*, Pl. XVII, fig. 1.

CONCLUSIONS ET RÉSULTATS.

Malgré son peu d'étendue, cette étude renferme un certain nombre de faits nouveaux :

a) *La structure de la zoospore* du *Pandorina Morum* est établie pour la première fois ; elle est identique à celle d'un *Chlamydomonas* à chromatophore en cloche, ce qui nous a dispensé d'entrer dans de longs développements.

Le noyau des Volvocinées n'est connu d'une manière satisfaisante que dans les *Volvox*, grâce aux observations d'Overton (1) ; le noyau des cellules stériles est une vésicule renfermant un petit nucléole, entouré d'un nucléoplasme homogène, un peu moins chromatique que le petit nucléole. Dans les parthénogonidies, c'est-à-dire dans les cellules-mères qui fournissent asexuellement de nouvelles colonies, le noyau est beaucoup plus volumineux. Overton a pu y distinguer un très gros nucléole qui se colore d'une façon intense, alors que le nucléoplasme est peu chromatique ; ce nucléoplasme paraît fréquemment homogène ; avec de bonnes colorations, on réussit cependant à reconnaître autour du nucléole une zone claire ; vers l'extérieur, la consistance devient plus spongieuse et des granulations s'y trouvent disposées radialement (2).

Le noyau du *Pandorina Morum* rappelle celui des *Chlamydomonadineae :* il comprend une membrane nucléaire, un nucléole et du nucléoplasme ; ce dernier est chromatophile ou achromatique, selon les individus ; il devient granuleux ou reste homogène, totalement ou en partie.

Kofoid a signalé brièvement la structure du noyau dans

(1) Overton : *Beitrag zur Kenntniss der Gattung Volvox* (Bot. Centr. Bd. XXXIX, 1889).

(2) Overton : *Loc cit.*, p. 19 du tirage à part.

le *Pleodorina Illinoisensis* (1) ; ce noyau est situé au centre de la cellule, au milieu d'une masse de protoplasme limitée par le chromatophore ; dans les gonidies, qui se préparent à la division, le diamètre du noyau atteint 7-8 μ et celui du nucléole est de 3 μ.

La membrane nucléaire est visible sans difficulté et le nucléoplasme a une structure réticulée. Dans les cellules jeunes, le diamètre du noyau est de 4-5 μ et le réticulum n'est pas apparent.

b) *La division du noyau* est très incomplètement connue dans les Volvocinées. Overton a remarqué, dans les *Volvox*, la disparition du nucléole au moment de la division ; ses figures ne laissent aucun doute sur l'existence de la karyokinèse dans ce genre ; mais l'auteur a été dans l'impossibilité d'en préciser les divers stades et il se proposait d'en faire une étude spéciale.

Overton pense que la division du noyau dans les *Volvox* suit une marche parallèle dans toutes les cellules de la même colonie, alors qu'elle se fait, en des moments différents, pour les diverses colonies d'un même individu ; nous avons vu qu'il n'en était pas de même chez les *Pandorina :* les cellules d'une même colonie ne sont pas toutes au même stade ; en général cependant, les différences ne sont pas aussi accentuées que celles qui ont été représentées dans la figure 4, pl. V.

La karyokinèse, chez les *Pandorina*, se fait exactement suivant le mode que nous avons décrit dans les Chlamydomonadinées : on peut donc se reporter, pour plus de détails, à la description que nous en avons donnée, en ce qui concerne cette dernière famille. Bornons-nous à rappeler que le nucléole disparaît à la prophase ; le fuseau est en grande partie, sinon exclusivement, d'origine

(1) Kofoid : *On Pleodorina Illinoisensis*. (Bulletin of the Illinois State Laboratory of nat. Histor., septembre 1898, p. 279-280).

nucléaire ; on ne distingue aucune trace de centrosomes à ses extrémités effilées ; le nombre des chromosomes est d'une douzaine environ ; ils sont réduits à de fines granulations chromatiques ; lorsque les noyaux-frères se reconstituent, les chromosomes s'étirent et se contournent en peloton ; au centre de la masse nucléaire apparaît un nouveau nucléole ; parfois, on en observe deux.

c) *Le mode de formation des colonies* dans la famille des Volvocinées, tel qu'il a été décrit, soulève des objections que l'on ne soupçonnait même pas, il y a quelques années.

Nous venons de voir dans la partie descriptive quel était le sens des cloisonnements successifs qui donnent naissance à une colonie de huit cellules chez le *Pandorina Morum* : c'est exactement celui qui a été indiqué par Braun et Goroschankin chez l'*Eudorina elegans* (1). Cette orientation des lignes de bipartition est déterminée par la position que prend le fuseau achromatique pendant la karyokinèse ; les cloisons se font, en effet, perpendiculairement à l'axe de ce fuseau ; nous savons, d'autre part, que le fuseau se place suivant la plus grande largeur de la chambre renfermant le cytoplasme, de telle sorte qu'en dernière analyse la disposition des cloisonnements est déterminée par la structure même de la cellule-mère : c'est ce que Braun et Goroschankin ne pouvaient connaître, puisqu'on ignorait jusqu'à ce jour l'existence de la karyokinèse dans les Volvocinées.

Si Goroschankin avait pu prévoir le rôle du noyau dans la bipartition des cellules, il aurait sans doute évité une erreur que nous signalons à ceux qui voudraient étudier l'*Eudorina elegans ;* on ne peut admettre, en effet, que dans une colonie de 16 cellules, les 4 qui occupent le centre restent inactives alors que les autres se divisent inégalement ; parmi ces dernières, il y en aurait quatre,

(1) Consulter Butschli : *Loc. cit.*, p. 774.

celles qui se trouvent aux angles, qui donneraient chacune trois cellules, alors que les huit autres subiraient une simple bipartition (1) ; à notre avis, les colonies de 32 cellules proviennent simplement d'une colonie au stade seize dont toutes les cellules ont subi une bipartition.

Il existe dans le mode de formation des colonies un autre point beaucoup plus important ; il concerne les Volvocinées chez lesquelles ces colonies ont une forme sphérique.

Les colonies de *Pandorina*, d'*Eudorina*, de *Pleodorina* ont d'abord une surface plane, la chose est incontestable : il est également certain qu'elles deviennent ensuite concaves ; or on admet, sans autre explication, que la forme sphérique provient de ce que les bords de la colonie finissent par se rejoindre à la suite du mouvement rentrant des cellules les plus internes. Chez les *Volvox*, il se produit une même orientation des cellules ; seulement, elle se fait progressivement et plus lentement.

Or, par suite de la structure des cellules-mères et de leur mode de bipartition, toutes les zoospores de la colonie ont leur partie antérieure dirigée du côté de la surface de la colonie-mère ; celles qui s'enfoncent au moment où la concavité se produit, sont donc orientées en sens inverse de la position qu'elles devront occuper dans la colonie sphérique ; *la partie antérieure des zoospores se trouve dirigée du côté du centre de la sphère, au lieu d'en occuper la surface.*

Il ne semble pas que l'on se soit préoccupé jusqu'ici de cette difficulté : cela tient sans doute à ce que l'on ne connaissait pas suffisamment la structure des zoospores et la manière d'être des cellules-mères pendant leur bipartition.

(1) Consulter Butschli : *Loc. cit.*, p. 775.

Kofoid, après avoir indiqué comment la colonie cupuliforme formée de seize cellules rejoint ses bords au stade trente-deux, constate que l'orifice de la coupe est toujours situé du côté extérieur ; il en conclut que la *partie interne* des zoospores d'une colonie sphérique provient de la *partie externe* de la cellule-mère (1). Pendant la division, les noyaux continuent d'occuper une position voisine de l'extrémité interne des cellules (dans la nouvelle colonie) ; c'est seulement lorsque ces divisions sont terminées que les noyaux viennent prendre leur position ordinaire au centre de la cellule ; c'est peut-être le résultat de la croissance du chromatophore.

Kofoid a pensé que *la partie postérieure des zoospores d'une nouvelle colonie pouvait provenir de la partie antérieure de la cellule-mère ;* il a été trompé par les apparences.

Nos recherches sur les Chlamydomonadinées et nos observations sur le *Pandorina Morum* montrent que les divers éléments d'une zoospore proviennent toujours directement des mêmes éléments de la cellule-mère ; l'extrémité antérieure d'une zoospore correspond à l'extrémité antérieure de la cellule-mère qui renfermait le cytoplasme et le noyau ; par conséquent dans la jeune colonie, les cellules ont certainement d'abord leur extrémité antérieure dirigée vers le centre de la sphère ; c'est là que se trouve le protoplasme et le noyau, alors que le chromatophore occupe l'extrémité postérieure de la zoospore située vers la surface.

L'orientation définitive ne peut être obtenue que de deux façons différentes ; ou bien le chromatophore et la

(1) The orifice of the cup is directed outward in all cases, and thus the ends of the cells of the daughter colony wich are formed from the outer end of the maternal gonidial cell come to lie, in the inner side of the cup, and are the inner ends of the cells of the daughter colony. Kofoid, *loc. cit.*, p. 288.

chambre qui renferme le cytoplasme changent de place réciproquement ; ou bien les zoospores subissent directement une rotation de 180° ; c'est évidemment à cette dernière alternative qu'il faut s'arrêter.

L'observation directe de cette rotation des zoospores doit être très difficile ; l'assemblage des zoospores en sphère est, d'après Goroschankin, presque instantané dans l'*Eudorina elegans ;* nous avons dessiné à la chambre claire (fig. 7, pl. V, b) une colonie de huit zoospores ; on peut constater que l'extrémité antérieure des cellules, reconnaissable à la présence du noyau, n'est déjà plus orientée vers le centre de la future sphère ; le mouvement de rotation est commencé.

En résumé, la formation des colonies chez les Volvocinées ne comprend pas uniquement une invagination de cellules ; *elle exige en outre une rotation de* 180° *de ces mêmes cellules.*

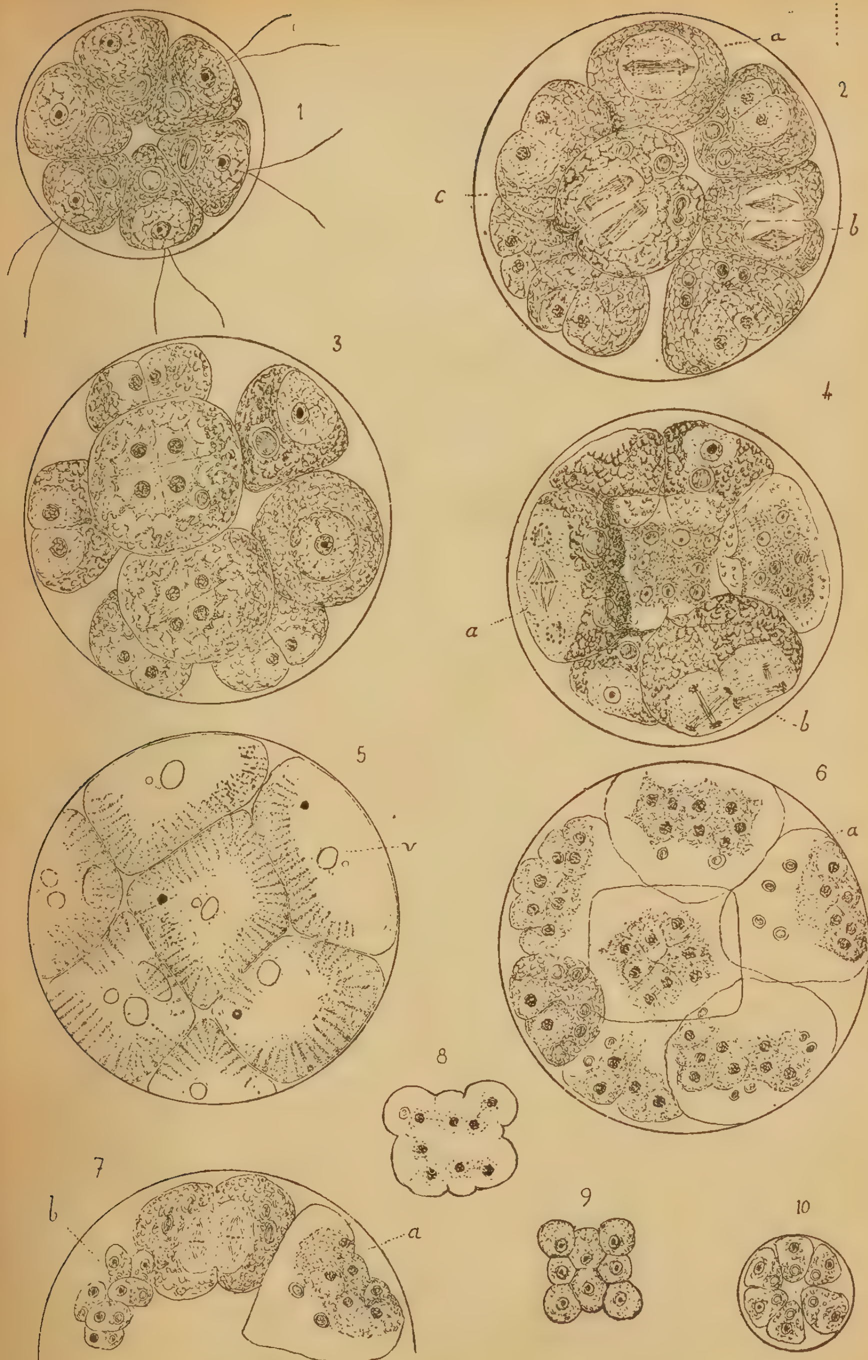
Il nous reste à faire une simple remarque au sujet de la longueur des zoospores dans les colonies-filles ; comme les bipartitions sont longitudinales, la longueur des zoospores devrait égaler celle de la cellule-mère ; dans ces conditions, la longueur de l'axe augmenterait d'une génération à l'autre, et il a fallu qu'une modification spéciale intervînt pour modifier une disposition défavorable à l'espèce.

L'idée qui se présente naturellement à l'esprit est que la cellule-mère s'aplatit au cours des bipartitions successives ; cela peut être vrai dans une certaine mesure ; mais nos observations sur les *Pandorina* font entrevoir qu'il se produit sans doute autre chose.

Pendant la sporulation, le chloroleucite se montre incolore dans sa partie postérieure ; sa substance active s'est condensée au contact du cytoplasme ; les zoospores se différencient en n'empruntant que cette portion du chloroleucite ; de là, une diminution de longueur ; le reste du

chloroleucite, envahi par de l'eau, se confond avec la cavité générale du sporange. Au moment de la sporulation, les colonies-mères sont subdivisées en logettes qui correspondent chacune à un sporange ; les colonies de 16 individus sont mobiles dans ces logettes, et il semble d'après des dessins anciens que nous avons conservés que le mouvement est dû aux deux flagellums de la cellule-mère ; c'est d'ailleurs ce qui se produit dans l'*Eudorina elegans* où les flagellums de la cellule-mère persistent pendant la formation des colonies.

Nous avons résolu dans ce travail quelques problèmes concernant l'organisation et le développement des colonies dans les *Pandorina ;* mais nous avons eu un autre objectif, c'est d'indiquer la voie à suivre pour combler les lacunes qui existent encore dans l'étude des autres genres de Volvocinées. Comme il nous a été possible de compter les chromosomes dans la karyokinèse, la détermination du moment où se produit la réduction chromatique n'est plus qu'une question de temps ; on apprendra aussi probablement par l'étude de la division nucléaire, pourquoi, dans certains genres, il existe une distinction en cellules somatiques et cellules reproductrices. N'oublions pas que tout ce qui touche à ces Volvocinées peut prendre d'un moment à l'autre une importance capitale ; les Chlamydomonadinées sont la souche des Chlorophytes ; il est très probable, à notre avis, que ce sont des Volvocinées incolores qui ont donné naissance aux Métazoaires.



Observations sur le développement du *Pandorina Morum*.

PLANCHE V.

Le *Pandorina Morum* Bory.

Fig. 1. — Organisation des zoospores d'une colonie.

Fig. 2. — Cellules-mères en division : divers stades de la karyokinèse.

Fig. 3. — Deux cellules-mères d'une colonie, vues de face et montrant les deux plans perpendiculaires de segmentation.

Fig. 4. — La troisième bipartition du noyau au stade de la plaque équatoriale *a*, au stade tonnelet *b* et au stade de repos.

Fig. 5. — Colonie avec des cellules quadrangulaires à chromatophores striés radialement.

Fig. 6. — Les colonies-filles pour la plupart au stade 8 ; début de l'invagination : le cytoplasme seul est coloré ; le chloroleucite achromatique montre un nombre variable de pyrénoïdes.

Fig. 7. — En *a*, les zoospores ne sont pas nettement encore délimitées, et cependant l'invagination commence à se faire au centre ; en *b*, les zoospores ont leur structure définitive et elles subissent un mouvement de rotation.

Fig. 8. — Une colonie au stade 8 vue par la partie profonde.

Fig. 9. — Disposition des cellules d'une colonie vue de face.

Fig. 10. — Colonie jeune, montrant en coupe optique la structure des zoospores.

RECHERCHES SUR LA STRUCTURE

DU

POLYPHAGUS EUGLENÆ NOWAK.

ET SA REPRODUCTION SEXUELLE

par P. A. DANGEARD.

Le *Polyphagus Euglenæ* a été décrit très exactement par Nowakowski (1) ; ce parasite se développe aux dépens des Euglènes qu'il détruit avec une rapidité extraordinaire ; les cultures envahies ne tardent pas à être presque complètement détruites.

Les zoospores du *Polyphagus Euglenæ* sont relativement très grosses, de forme cylindrique, avec les deux extrémités arrondies ; comme elles sont contractiles, leur contour peut se modifier et même devenir sphérique. Leur dimension est variable : on trouve des zoospores qui ont, en longueur et en largeur, $13 \times 5\,\mu$; d'autres sont plus petites et ne dépassent guère $6 \times 3\,\mu$.

Le corps de la zoospore renferme à l'arrière un gros globule réfringent, coloré en jaune, qui ressemble à ceux

(1) Nowakowski : *Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen* (Cohn's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 2, p. 201).

que l'on trouve dans le protoplasma du parasite adulte ; au milieu est une grande vacuole, et à l'avant existent d'autres vacuoles plus petites ; un long flagellum est inséré à l'arrière, tout près du globe oléagineux.

La nature de ce globule a été diversement interprétée. Nowakowski, ayant examiné ce corpuscule dans la glycérine après coloration, a vu qu'il se présentait sous l'aspect d'une sphère solide, ayant perdu sa réfringence ; il le considère comme le noyau de la zoospore. D'autre part nous avons figuré, dans nos *Recherches sur les organismes inférieurs*, un noyau indépendant du globule oléagineux ; il se trouve au milieu du corps, et c'est lui qui donne l'illusion à cette place d'une grande vacuole (1).

L'erreur de Nowakowski est bien explicable : nous verrons plus loin que le protoplasma du *Polyphagus* renferme quelquefois des sphères d'une substance dense, homogène, colorable par les réactifs nucléaires et, en particulier, par la fuchsine acide. On pourrait très bien les confondre avec des éléments nucléaires, si on ne trouvait à côté un gros noyau unique très bien caractérisé.

Les zoospores s'arrêtent au bout d'un temps plus ou moins long d'activité ; elles s'arrondissent, la substance du flagellum rentre dans le cytoplasme, on voit se former une vacuole qui grandit insensiblement, et quatre ou cinq filaments d'une ténuité extrême commencent à rayonner autour de la zoospore (fig. 1, *a*).

Le parasite, pendant sa période végétative, se compose d'un système ramifié formé par les filaments nourriciers et d'une ampoule qui provient directement de l'augmentation de volume du corps de la zoospore sous l'influence de la nutrition (fig. 1, *b*).

(1) P. A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs*, Paris, 1886, pl. 13, fig. 31.

Les filaments germinatifs se ramifient, et lorsqu'une des branches arrive au contact d'une Euglène, elle perfore la paroi et pénètre à l'intérieur de la cellule ; le filament

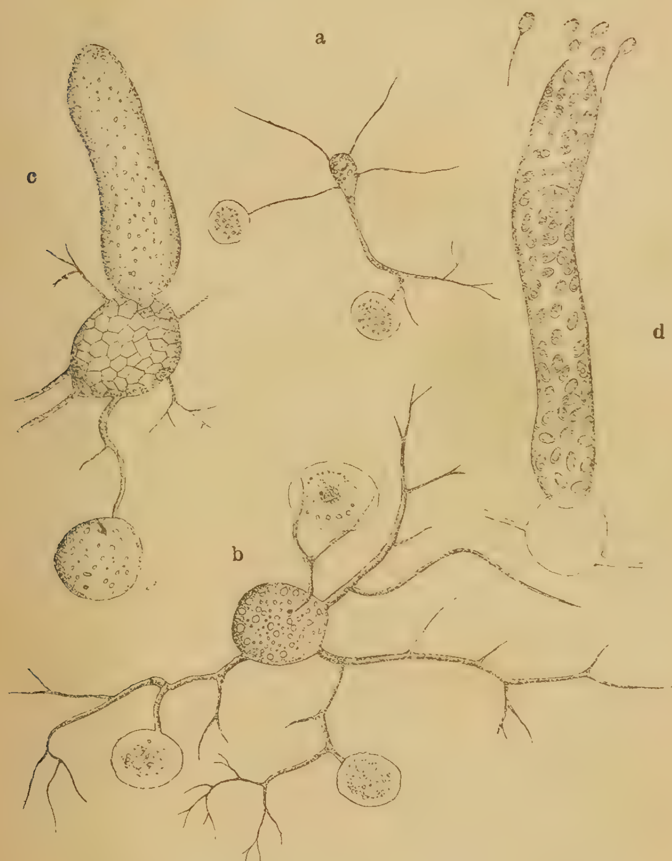


Fig. 1. — Le *Polyphagus Euglenæ*, d'après Nowakowski.

mycélien présente un étranglement au niveau de la perforation ; arrivé dans le protoplasme de l'Euglène, il se divise en un pinceau de fins ramuscules ; on dirait une sorte de chevelu. Les Euglènes ainsi attaqués ne tardent

pas à perdre leur teinte verte ; elles se désorganisent, leur couleur devient jaunâtre et brune ; les grains de paramylon, qui sont nombreux, sont digérés et disparaissent ; les cellules sont réduites finalement à des enveloppes brunes renfermant quelques résidus grossièrement granuleux de la digestion du parasite. La grosseur des branches mycéliennes dépend des circonstances de leur nutrition. Celles qui ont rencontré des Euglènes sont plus vigoureuses que les autres ; il arrive même que l'une d'elles, celle qui a pu se nourrir la première, acquiert souvent un grand développement aux dépens des autres et donne à l'ensemble du parasite un aspect claviforme.

L'ampoule, nourrie ainsi par ce système ramifié, grossit et se développe. Elle est fréquemment sphérique ; mais quelquefois, par suite du développement prépondérant d'une branche nourricière, elle devient claviforme ; à son intérieur, le globule jaune diminue de volume et finit par disparaître, alors qu'on voit se former en plus ou moins grand nombre des gouttelettes oléagineuses et aussi des vacuoles.

Il arrive parfois que plusieurs parasites se développent sur une même Euglène ; si, d'un autre côté, les zoospores germent au contact de la cellule nourricière, les ampoules semblent fixées directement sur l'hôte, comme dans le cas d'un *Rhizidium* ou d'un *Chytridium*.

Lorsque l'ampoule a atteint sa taille définitive, qui varie avec les conditions de la nutrition, on observe la formation du sporange.

Le protoplasma perfore la paroi de l'ampoule en un point et par l'ouverture qui est large et arrondie ; il sort très lentement. La masse qui fait ainsi hernie est d'abord dépourvue de membrane : celle-ci ne se montre que plus tard. Pendant la sortie du protoplasme, des vacuoles se produisent à l'intérieur de l'ampoule, et leur nombre augmente peu à peu, si bien qu'elles prennent, par pression

réciproque, un contour polyédrique et donnent l'illusion d'un tissu de parenchyme (fig. 1, *c*) ; puis le reste du protoplasme passe dans le sporange et ce dernier se sépare de l'ampoule par une cloison. Au début, le cytoplasme du sporange renferme de petites granulations qui souvent s'orientent en réseau.

Le sporange a rarement une forme ovale ou elliptique ; plus souvent il est très allongé, cylindrique et alors droit ou irrégulièrement recourbé : sa longueur peut ainsi atteindre jusqu'à 275 μ ; son volume ne correspond pas toujours à sa longueur, car plus celle-ci est considérable, plus le sporange est aplati.

Au bout de peu de temps, on aperçoit régulièrement distribués dans le cytoplsame des globules jaunes considérés par Nowakowski comme des noyaux ; autour de chacun d'eux, s'organise une zoospore dont le cytoplasme incolore entoure concentriquement chaque globule. Ces zoospores sortent l'une après l'autre par une petite ouverture qui se fait à l'extrémité du sporange (fig. 1, *d*) ; celles qui sont encore dans la vésicule commencent à s'agiter à leur tour. Les zoospores, devenues libres, se mettent en mouvement presque immédiatement.

La reproduction sexuelle du *Polyphagus Euglenæ* offre un intérêt considérable : elle a été décrite avec soin au point de vue morphologique par Nowakowski, mais l'étude histologique restait à faire tout entière : nous avions commencé nos observations et obtenu déjà des résultats importants, quand l'annonce d'un travail de Wager sur le même sujet nous détermina à porter notre attention d'un autre côté. N'ayant pas vu paraître jusqu'ici le mémoire annoncé, nous avons cru qu'il était utile de compléter nos observations et de les publier.

Wager annonce les résultats qu'il a obtenus dans les termes suivants : « Parmi les Chytridinées, la seule forme dans laquelle nous connaissions les phénomènes de

fécondation est le *Polyphagus Euglenæ.* Les individus de cette plante sont unicellulaires et uninucléés. La formation du zygote se fait par la fusion du protoplasme et des noyaux de deux cellules inégales qui sont mises en communication l'une avec l'autre par le moyen d'une sorte de pseudopode produit par la petite cellule (mâle) et venant au contact de la grande cellule (femelle). Au point de contact, l'extrémité de ce pseudopode se renfle pour former le zygote. Le protoplasme et le noyau de la cellule mâle passent dans le renflement ; le protoplasme et le noyau de la cellule femelle vient l'y rejoindre ensuite. Les deux noyaux sont d'abord inégaux en volume et le mâle est le plus petit ; il contient aussi une quantité plus faible de substance colorable ; ce noyau mâle augmente de grosseur : il atteint le même volume et acquiert la même sensibilité aux réactifs que le noyau femelle ; c'est dans ces conditions que le zygote entre dans la période de repos. La fusion ne doit pas se produire définitivement avant que la germination commence, et dans tous les cas où elle a été observée, elle s'est produite non dans le zygote, mais dans le jeune sporange provenant de sa germination (1). »

Dans la reproduction sexuelle du *Polyphagus*, on rencontre des individus de deux sortes : les uns sont ordinairement plus gros que les autres ; ils sont de forme sphérique ou irrégulière ; ce sont les individus femelles. Les individus mâles sont plus petits, claviformes ou allongés ; leur système absorbant est peu développé ; l'une des branches prend souvent une importance prépondérante, alors que les autres restent petites. Ces différences, d'ordre morphologique, n'ont d'ailleurs qu'une importance relative et il est parfois impossible de distinguer

(1) Wagner : *The sexuality of the Fungi*, (Annals of Botany, V. XII. Décembre 1899.p. 579).

entre eux les individus asexuels, les individus femelles et les individus mâles ; ce n'est que lors de la formation de l'œuf que la distinction du sexe devient facile dans la plupart des cas.

Nowakowski a décrit deux modes différents de copulation : le premier donnerait naissance à des zygospores à membrane hérissée: l'auteur se demande même si ces différences ne correspondent point à deux races ou deux espèces distinctes ; la variété à membrane épineuse est peut-être, selon lui, la forme normale, alors que la variété à membrane lisse se produirait sous l'influence d'une végétation moins vigoureuse du parasite.

Ce premier mode de copulation se fait de la manière suivante.

Les individus femelles se comportent d'abord comme des individus asexuels qui vont former leur sporange ; il se produit une perforation dans la membrane de l'ampoule et, par l'ouverture, le protoplasma femelle sort lentement; lorsqu'il est complètement sorti, il forme au niveau de la perforation une masse ovale qui correspond au sporange des individus asexuels ; cette gonosphère, contrairement à ce qui se produit pour les sporanges, ne s'allonge que très rarement en un boyau cylindrique ; selon Nowakowski, la gonosphère n'est d'abord recouverte que d'une simple pellicule et non d'une membrane proprement dite.

Les individus mâles se mettent en relation avec la gonosphère par l'intermédiaire d'une branche nourricière plus grosse que les autres ; au point de contact, une communication s'établit et le protoplasma mâle de l'ampoule s'écoule par cette sorte de pseudopode dans le protoplasma femelle de la gonosphère.

Lorsque la réunion des deux protoplasmes est complète, ce qui exige probablement plusieurs heures, l'œuf se développe en zygospore : il s'entoure d'une membrane d'abord mince : cette membrane s'épaissit par la suite et

se subdivise en deux couches, l'intine et l'exine; celle-ci prend une couleur jaunâtre; mais sa surface reste lisse. A l'intérieur de la zygospore, on observe une grosse sphère d'huile entourée de quelques gouttelettes plus petites dispersées dans le cytoplasme.

Les zygospores mûres sont différentes d'aspect; elles sont ordinairement ovales; mais leur contour est parfois irrégulier; leur dimension dépend de la grosseur des éléments copulateurs; elle ne dépasse guère cependant 30 μ en longueur et 20 μ en largeur.

Les individus mâles peuvent effectuer la copulation à un moment quelconque de leur développement; on en trouve qui sont encore à l'état de zoospores en germination.

Il se produit aussi des différences très grandes dans la longueur du pseudopode qui sert de canal de communication; sa longueur atteint jusqu'à 125 μ; il est au contraire très court ou rudimentaire si l'individu mâle est rapproché de la gonosphère; dans le cas d'un contact direct, le protoplasma mâle passe directement dans la gonosphère, sans l'intermédiaire de ce pseudopode.

On trouve quelquefois des filaments nourriciers qui partent directement de la surface de l'œuf; mais ces filaments sont beaucoup plus fréquents sur le pseudopode qui fonctionne à la fois comme filament nourricier et comme organe copulateur.

Le second mode de formation de la zygospore observé par Nowakowski se produisait dans les cultures en même temps que le premier. Le pseudopode vient au contact d'un individu femelle; il se renfle en ce point par l'arrivée du protoplasma mâle; une perforation s'établit qui permet au protoplasma femelle de se mélanger dans ce renflement à la substance mâle. La zygospore ainsi formée est presque toujours sphérique avec une double membrane dont l'exine colorée en jaune sombre est munie de

petites épines : son diamètre varie peu, et rarement; il est en moyenne de 30 μ. Ces zygospores semblent correspondre à une végétation vigoureuse du parasite (1).

Les différences entre les deux modes de formation de l'œuf du *Polyphagus Euglenæ* sont plutôt apparentes que réelles ; nous devons faire remarquer cependant que le premier mode ne doit se produire qu'exceptionnellement. Les zygospores que nous avons observées avaient comme origine, au moins pour la plupart, un renflement du pseudopode arrivé au contact de l'individu femelle ; et Wager ne parle que de ce second mode qui doit représenter la marche normale de la copulation.

Ce mémoire comprend deux parties : la première partie renferme une étude du *Polyphagus Euglenæ* aux divers états de son développement ; la deuxième partie est consacré à des considérations générales.

I

Le *Polyphagus Euglenæ* a toujours été obtenu assez facilement dans notre Laboratoire, avec des cultures d'*Euglena viridis* provenant de la Cassette, aux environs de Poitiers.

Ces cultures sont faites dans des soucoupes profondes ; les Euglènes, au bout d'un ou deux jours, forment un voile à la surface de l'eau ; la présence du parasite ne tarde pas à se manifester par des taches jaunâtres ou rougeâtres qui s'étendent rapidement. Malheureusement les microbes les plus différents pullulent dans ces cultures ; cet envahissement contre lequel il est presque impossible de lutter sérieusement, nous a beaucoup gêné et ce n'est pas sans peine que nous avons réussi à obtenir des matériaux convenables pour l'examen histologique.

La fixation a été réalisée au moyen de l'alcool absolu

(1) Nowakowski : *Loc. cit.* p. 214.

et du liquide de Flemming : les méthodes de coloration sont celles qui nous ont réussi dans nos observations sur la famille des Chlamydomonadinées : l'enrobage au collodion ou à la paraffine n'a été utilisé qu'exceptionnellement.

A) *L'appareil végétatif.*

L'appareil végétatif provient de la germination d'une zoospore.

A sa sortie du sporange, une zoospore a la forme d'un court cylindre terminé à l'une de ses extrémités par un long flagellum ; au milieu du corps se trouve le noyau, et à l'endroit d'insertion du flagellum, le globule réfringent. Le cytoplasme est légèrement chromatophile et semble homogène.

Si les colorations sont bonnes, on arrive à distinguer dans le noyau, la membrane nucléaire, un nucléole arrondi et le nucléoplasme. Le nucléoplasme n'occupe pas toute la cavité nucléaire. Le globule réfringent est quelquefois teinté légèrement ; son contour est bien déterminé ; la substance qui le constitue est homogène. (Pl. VI, fig. 13, *a*)

Au bout d'un temps d'activité plus ou moins long, les zoospores cessent leur mouvement ; elles se fixent sur le substratum et germent. Le corps de la zoospore s'arrondit ; de fins prolongements apparaissent et rayonnent bientôt à une assez grande distance : ce sont des filaments nourriciers qui vont à la recherche des Euglènes ; au début, ils sont excessivement fins, et leur cytoplasme est homogène et incolore ; plus tard, lorsque leur diamètre a augmenté, le cytoplasme devient granuleux. Pendant la germination, il se produit certains changements à l'intérieur de la zoospore ; le globule réfringent ne tarde pas à perdre de sa netteté ; sa substance est probablement utilisée pour subvenir aux premiers développements du pa-

rasite, en attendant que les suçoirs puissent fonctionner ; à sa place, on trouve une vacuole qui va s'élargissant. Le cytoplasme qui était homogène dans la zoospore en mouvement, se montre maintenant plus ou moins granuleux ; il est disposé contre la paroi en forme de croissant ; c'est au milieu de ce croissant qu'est placé le noyau. Ce noyau possède un gros nucléole ; la cavité nucléaire reste incolore, de telle sorte que le nucléoplasme n'est pas apparent (Pl. VI, fig. 13).

Les filaments nourriciersse mettent en contact avec des Euglènes, pénètrent au milieu du protoplasme et s'y ramifient en un pinceau de fins ramuscules ; à partir de ce moment, le corps de la zoospore grossit en une ampoule.

Cette ampoule, avec le système ramifié qui en dépend, constitue tout l'appareil végétatif du parasite ; celui-ci donnera naissance soit à un *sporange*, soit à un *kyste*, soit à une *zygospore*.

La détermination du sort ultérieur de l'appareil végétatif existe sans doute dans la zoospore elle-même ; aussi avons-nous cherché s'il était possible de trouver des différences sensibles entre les divers sporanges et les zoospores qu'ils contenaient ; nous n'avons rien vu qui puisse permettre de prévoir dès ce moment l'évolution dans un sens ou dans l'autre des éléments reproducteurs et de distinguer un gamétange d'un sporange.

Les individus qui donnent naissance aux sporanges se rencontrent au début des cultures, lorsque la végétation est vigoureuse, par suite de l'abondance des Euglènes ; on trouve alors des ampoules volumineuses desquelles partent de gros rhizoïdes souvent très longs et très ramifiés. La cellule ne renferme jamais cependant que le noyau primitif ; le diamètre de celui-ci a augmenté considérablement ; il présente avec la plus grande netteté la structure du noyau à l'état de repos, telle que nous la retrouverons dans les kystes et dans les zygospores.

Ce noyau est situé au centre de l'ampoule ; parfois cependant il est placé latéralement ; son contour est sensiblement ovale ou elliptique ; le nucléole arrondi est excentrique ; il se colore uniformément par les réactifs de la chromatine et occupe souvent un tiers environ de la cavité nucléaire ; le reste de cette cavité contient une quantité variable de nucléoplasme et de suc nucléaire ; le nucléoplasme, avec de bonnes colorations, se montre granuleux ; il forme une masse d'aspect variable, au contact du nucléole (Pl. VI, fig. 1).

Par ses dimensions et aussi par sa structure, le noyau du *Polyphagus Euglenæ* rappelle celui que nous avons décrit autrefois dans le *Synchytrium Taraxaci* (1).

L'ampoule renferme de nombreuses gouttes d'huile colorées en jaune ; elles se sont déposées dans les mailles du cytoplasme ; chaque globule oléagineux est ainsi représenté dans les préparations par une vacuole.

B) *Etude du sporange.*

Pour donner naissance au sporange, l'ampoule végétative déverse au dehors son protoplasme qui se recouvre bientôt d'une membrane : nous avons essayé de suivre les divisions successives du noyau à l'intérieur de cet organe. La chose, en elle-même, ne paraissait offrir aucune difficulté ; or, il nous a fallu examiner plusieurs milliers de sporanges avant de trouver un seul cas de division indirecte ; nous avons fini par en rencontrer une dizaine sur des matériaux fixés le soir vers huit heures.

La plupart des sporanges que nous avons étudiés possédaient déjà une dizaine de noyaux ou davantage. Quelques-uns cependant n'avaient encore que deux ou quatre vésicules nucléaires ; une seule fois, nous avons vu, dans

(1) P. A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série p. 79).

un sporange en formation, le noyau encore indivis. La structure qu'il présentait ne rappelle que d'assez loin celle du noyau de l'ampoule : en effet, le gros nucléole arrondi a disparu : on ne trouve plus qu'un amas chromatique irrégulier aplati contre la membrane. Dans l'ampoule, le nucléole finalement se creuse en son centre d'une grande vacuole ; il est naturel d'admettre que la partie chromatique en question représente tout ce qui reste du nucléole. Toujours est-il que, dans le sporange, les noyaux ne montrent plus à aucun moment la structure ordinaire de l'état de repos.

Les noyaux du sporange sont vésiculaires ; l'amas chromatique, d'origine nucléolaire, s'étend en arc à la face interne de la membrane du noyau ; il est en contact avec une zone de nucléoplasme qui occupe une portion plus ou moins grande de la cavité (Pl. VI, fig. 2-3).

L'arc chromatique d'une part, le nucléoplasme de l'autre, se laissent parfois décomposer en granulations distinctes (Pl. VI, fig. 3-7) : ainsi, dans la seconde de ces formations, on voit tantôt un fin pointillé, tantôt de véritables petits nodules, de grosseur uniforme, rangés les uns contre les autres en files régulières ; de même, nous avons pu compter huit ou dix granules dans l'arc chromatique, sans pouvoir décider cependant s'il s'agit là d'un nombre constant ; le plus souvent, en effet, cette fragmentation n'existe pas ou se trouve masquée.

La division du noyau a lieu par karyokinèse (Pl. VI, fig. 4-5) ; le fuseau s'organise à l'intérieur de la cavité nucléaire ; on ne distingue dans le cytoplasme ni centrosomes, ni stries rayonnantes. Selon toute probabilité, les chromosomes proviennent de l'arc chromatique et le fuseau du nucléoplasme. Les chromosomes sont excessivement petits et difficiles à compter : pour les voir, il faut regarder la plaque équatoriale de profil ; on en voit alors quatre ou cinq ; d'après cela, il est permis de sup-

poser que le noyau du *Polyphagus* possède une dizaine ou une douzaine de chromosomes. On arriverait à un résultat beaucoup plus net s'il était possible de distinguer les chromosomes sur la plaque équatoriale vue de face ; mais tous nos efforts dans ce sens ont été infructueux.

Le fuseau est constitué par une substance dense, homogène ; à sa surface, existent des stries dont le nombre correspond à celui des chromosomes.

C'est au stade seize et trente-deux que nous avons rencontré ces figures de karyokinèse ;la phase tonnelet, qui d'ailleurs ne présente rien de particulier, n'a été vue qu'au stade seize.

Nous nous demandons s'il n'existe point un second mode de division du noyau ; en effet, il arrive très souvent que l'arc chromatique s'étend suivant la circonférence et se divise en deux parties ; ces nouveaux arcs se placent aux deux pôles opposés ; le nucléoplasme forme une bande diamètrale qui les réunit ; on a tout à fait l'illusion d'une phase tonnelet (Pl. VI, fig. 2). Si une séparation ultérieure se produit, elle doit être très rapide, car aucun de ces noyaux allongés n'a présenté trace d'échancrure ou de fragmentation.

Il nous reste à signaler des éléments dont le caractère transitoire est bien fait pour éveiller la curiosité : nous voulons parler de petites sphérules qui se rencontrent parfois dans le cytoplasme, au voisinage des noyaux.

Ces corpuscules sont constitués par une substance dense, homogène, peu chromatophile ; ils sont situés dans le cytoplasme, à une distance variable des noyaux. Avec un peu d'attention, on s'aperçoit, non sans étonnement, que ces sphérules sont en nombre moitié moindre que celui des noyaux ; en consultant nos figures, il est facile de constater que chaque sphérule correspond assez souvent à deux noyaux déterminés (Pl. VI, fig. 8-10) ; beaucoup sont même placées exactement au milieu de l'espace

qui sépare deux noyaux voisins ; ceux-ci ont une structure granuleuse; la vésicule ne montre aucune trace de nucléoplasme ; elle renferme seulement à sa périphérie quatre ou cinq granulations chromatiques. On trouve parfois, à l'intérieur de ces noyaux granuleux, un globule semblable aux précédents ; plusieurs fois, nous l'avons vu faisant hernie au travers de la membrane nucléaire et passant finalement dans le cytoplasme.

Il est donc probable que les éléments en question sont expulsés du noyau avant la division : ce qui explique pourquoi, à un moment donné, ils sont en nombre moitié moindre que celui des éléments nucléaires.

Nous devons ajouter que si ces corpuscules accompagnent fréquemment des noyaux à structure granuleuse, il existe cependant des exceptions : ainsi, nous avons représenté (Pl. VI, fig. 8) un sporange renfermant quatre noyaux à structure normale et deux corpuscules. D'un autre côté, certains corpuscules atteignent une taille sensiblement égale à celle des noyaux voisins : il faut donc admettre dans ce cas une augmentation de volume consécutive de l'expulsion dans le cytoplasme.

Le cytoplasme du sporange est finement granuleux, quelquefois presque homogène ; il renferme de nombreuses gouttes d'huile de grosseur variable.

Au moment de la sporulation, les noyaux ont repris la structure de l'état de repos, caractérisée par la présence d'un nucléole arrondi (Pl. VI, fig. 11) accompagné de nucléoplasme ; ils s'espacent régulièrement dans le sporange ; au voisinage de chaque noyau, se trouve un globule réfringent.

Le contenu du sporange se fragmente alors en îlots polyédriques, séparés par des lignes incolores : chaque portion ainsi délimitée, contient un noyau et un globule (Pl. VI, fig. 13). Les zoospores s'arrondissent plus tard et sortent à l'extrémité du sporange.

Dans nos matériaux, on rencontrait beaucoup de zygospores déjà formées ; d'autres étaient au début de la copu-

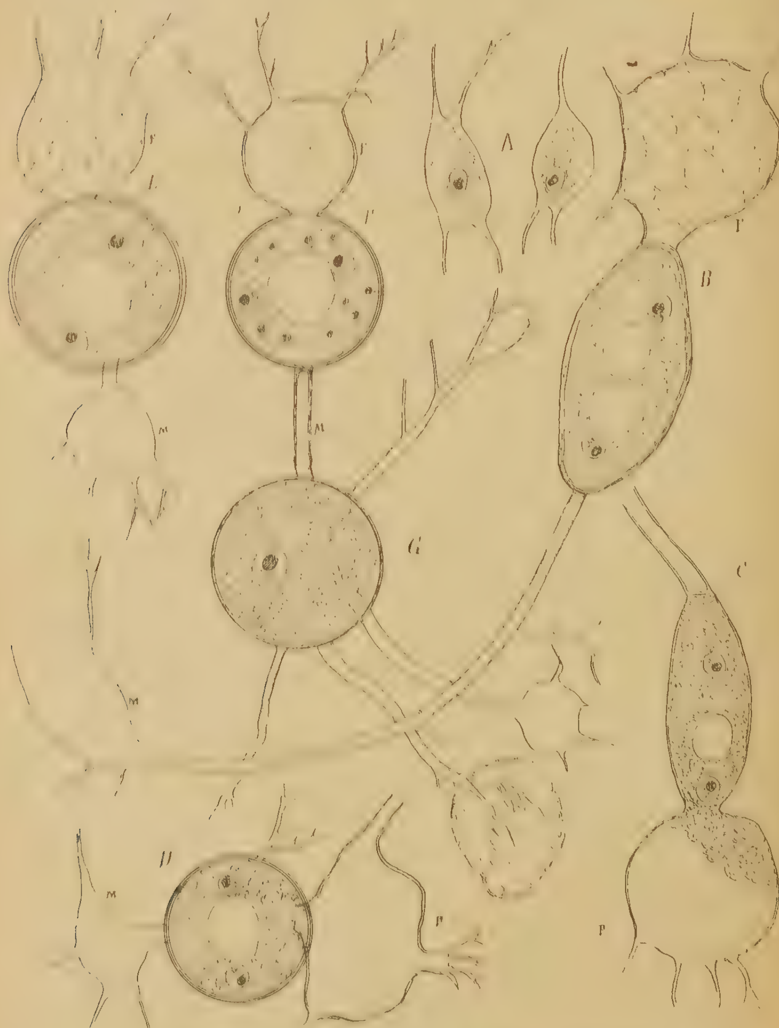


Fig. 2. — Le *Polyphagus Euglenæ*. Kystes et zygospores.

lation ; les gamètes jeunes étaient en grand nombre ; au milieu de ces zygospores, nous avons découvert des kystes : comme ces kystes n'ont été signalés ni par Nowakowski, ni par Wager, nous allons les décrire, avant d'aborder l'étude de la reproduction sexuelle.

C) *Etude des Kystes.*

Les kystes du *Polyphagus Euglenae* sont exactement sphériques (fig. 2, G) ; pendant les premiers stades de leur développement, il est difficile de les distinguer soit des individus ordinaires, soit des individus femelles ; lorsqu'ils ont atteint leur complet développement, on peut alors les confondre avec les zygospores elles-mêmes ; leur membrane est en effet épaisse et colorée en jaune brun comme celle des œufs ; ceux-ci sont bien accompagnés, il est vrai, des enveloppes vides des gamètes ; mais ces enveloppes deviennent de bonne heure presque indistinctes, et il en est de même du système de branches nourricières qui s'y rattachent. La distinction n'est facile que si l'on emploie les réactifs colorants.

Trois caractères servent à distinguer les kystes des zygospores.

Les zygospores ne donnent presque jamais naissance à un système de filaments absorbants. S'il s'en produit un par hasard, son développement reste toujours rudimentaire. Il en est tout autrement des kystes : ceux-ci possèdent, comme les individus ordinaires, des branches nourricières : leur nombre varie ; elles sont assez souvent disposées en deux groupes opposés : les kystes ne sont donc autre chose que des cellules ordinaires qui passent à l'état de repos en s'entourant d'une épaisse membrane.

La paroi des kystes ressemble à celle des zygospores ; mais elle présente avec cette dernière une différence de structure que l'on ne distingue qu'à l'aide des réactifs.

Ainsi la membrane des zygospores est double (fig. 2, E, F, D); l'exospore assez épaisse se colore en rouge brun avec le carmin, alors que l'endospore, moins épaisse, reste à peu près incolore. Dans les kystes, la membrane ne se subdivise pas en exospore et endospore; elle se colore uniformément en rouge brun par le carmin dans toute son épaisseur; c'est la teinte que prennent également les membranes des branches nourricières à mesure qu'elles se rapprochent de leur point d'insertion.

On éprouve de très grandes difficultés à colorer le contenu des zygospores; la membrane offre un obstacle presque insurmontable à la pénétration des réactifs colorants; on arrive plus facilement à étudier le contenu des kystes. Les kystes renferment un très gros noyau qui est placé au centre de la cellule ou un peu en dehors; il est sphérique; sa membrane nucléaire est très nette; le nucléole est volumineux et excentrique; sa structure paraît le plus souvent homogène; le nucléoplasme renferme des granules peu colorables qui sont dispersés en réseau ou plus fréquemment réunis en une masse placée à côté du nucléole; le reste du noyau est alors homogène et incolore. Les kystes ne renferment point, comme les zygospores, une grosse sphère d'huile en leur centre; on trouve seulement quelques globules oléagineux dispersés dans le cytoplasme; celui-ci présente une structure grossièrement granuleuse (fig. 2, G).

Nous devons mentionner l'existence dans les kystes de sphérules colorables par l'hématoxyline et la fuchsine acide; elles sont formées par une substance homogène; leur grosseur varie légèrement. Ces corpuscules pourraient être quelquefois confondus avec des noyaux; nous allons les retrouver dans les zygospores avec les mêmes caractères; ils rentrent dans la catégorie des éléments particuliers que nous avons découverts chez les champi-

gnons et que nous avons désignés récemment sous le nom de cœnosphères.

En résumé, *les kystes se distinguent des zygospores dans les préparations par la présence d'un système nourricier bien développé, par la simplicité de structure de leur membrane, par l'absence d'un gros globule d'huile au centre de la cellule et par l'existence d'un noyau volumineux unique, alors que les zygospores renferment deux noyaux.*

Ces kystes ne sont autre chose que des individus ordinaires qui passent à l'état de repos ; ils germent comme ces derniers en produisant à l'extérieur un sporange ; nous n'avons pas vu directement la formation de ce sporange ; nous avons simplement observé sur des kystes vides, la perforation arrondie et très grande par laquelle sort le protoplasma.

Il serait intéressant de savoir si les individus sexués peuvent former des kystes analogues lorsqu'ils ne trouvent pas, dans leur voisinage, d'individu de l'autre sexe pouvant assurer la fécondation.

Nowakowski dit que les éléments des deux sexes se trouvent toujours en nombre égal dans les cultures : il a observé cependant, mais tout à fait exceptionnellement, des individus femelles dont le protoplasma était sorti en dehors de l'ampoule, sans rencontrer le pseudopode d'un élément mâle ; dans ces conditions, le protoplasma femelle se recouvre d'une membrane. Nowakowski n'insiste pas autrement sur ce phénomène pourtant remarquable.

Il s'agit, en effet, dans la circonstance, d'un cas de parthénogénèse ; la destinée ultérieure de ce gamète enkysté serait intéressante à connaître.

D) *Etude des zygospores.*

Les zygospores résultent de la réunion du protoplasma de deux gamètes, l'un mâle, l'autre femelle.

Ces gamètes sont uninucléés ; le noyau se trouve au milieu d'un cytoplasme sensiblement homogène, renfermant quelques vacuoles ; il est entouré d'une membrane nucléaire et renferme un gros nucléole excentrique ; le nucléoplasme est granuleux. Le noyau grossit en même temps que l'ampoule ; son volume dépend donc en grande partie de la taille des gamètes. En général, le gamète mâle est sensiblement plus petit que le gamète femelle (Pl. VII, fig. 1-4) ; il peut même copuler presque immédiatement après la germination (Pl. VII, fig. 5) ; le noyau mâle dans ces conditions est beaucoup plus petit que le noyau femelle au moment de la copulation.

Nous savons comment s'opère la réunion des deux gamètes : le gamète mâle possède une branche nourricière plus grosse que les autres : cette sorte de pseudopode se dirige du côté d'un individu femelle et vient s'y appliquer directement par son extrémité.

La marche suivie par le pseudopode témoigne d'une attraction sexuelle manifeste ; si la distance n'est pas trop considérable, le pseudopode se dirige directement sur l'élément femelle ; si l'éloignement est par trop considérable, le pseudopode arrive au but en montrant une courbure très caractérisée, déterminée par l'action à distance du protoplasma femelle. Le pseudopode n'étant autre chose qu'une branche nourricière, on sera d'avis, avec nous, que « l'affinité qui préside à la réunion des éléments reproducteurs rappelle celle qui permet à un organisme de faire un choix dans ses aliments ; elle rappelle aussi l'attraction qui dirige un parasite vers son hôte (1) ».

L'union des deux gamètes par l'intermédiaire du pseudopode ne s'effectue, d'après Nowakowski, qu'après la sortie du protoplasme femelle au dehors ; celui-ci se

(1) P.-A. Dangeard : *L'influence du mode de nutrition dans l'évolution de la plante.* (Le Botaniste, 6e série, p. 58).

comporterait tout d'abord comme s'il s'agissait de la formation d'un sporange. Selon nous, le pseudopode mâle se met toujours en contact direct avec l'ampoule du gamète femelle ; il se produit alors une perforation qui établit une communication directe entre les deux gamètes.

Le protoplasma femelle passe dans le pseudopode qui se renfle au voisinage immédiat du gamète femelle ; ce renflement allongé est le début de la zygospore (Pl. VIII, fig. 1). Le cytoplasme femelle renferme de nombreux globules oléagineux de grosseur variable ; leur présence permet de suivre facilement le passage lent de la substance femelle à l'intérieur du renflement. Avec l'aide des réactifs, il est facile de s'assurer de l'existence du noyau femelle qui se place en un point quelconque de la zygospore (Pl. VII, fig. 4, 7). D'après nos observations, c'est le cytoplasme femelle qui passe ordinairement le premier dans le renflement : l'ampoule du gamète femelle est déjà parfois entièrement vide, alors que celle du gamète mâle est encore remplie de protoplasme : c'est donc le contenu du gamète mâle qui se déverse le dernier à l'intérieur de la zygospore, au moins dans la plupart des cas, car il y a des exceptions.

Au début de la copulation, alors que le mélange des protoplasmes s'effectue, il est encore relativement facile de mettre en évidence les noyaux sexuels ; leur structure est celle du noyau végétatif au stade de repos (Pl. VII, fig. 4) ; mais, dans le noyau mâle, le nucléole est moins chromatique que celui du noyau femelle ; sa structure au lieu d'être homogène, se montre quelquefois spongieuse ; le nucléoplasme granuleux est plus abondant et mieux délimité dans le noyau femelle.

Ces différences sont légères et du même ordre que celles qui existent entre noyaux végétatifs : elles disparaissent plus tard, et il devient absolument impossible

de distinguer le noyau mâle du noyau femelle (fig. 2 du texte, E, F, D).

La membrane de la zygospore devient de bonne heure un obstacle à la pénétration des réactifs ; lorsque tout le protoplasma des gamètes est passé dans l'œuf, celui-ci s'isole de chaque côté par une cloison ; cette cloison lorsqu'elle est jeune, se colore en bleu par l'hématoxyline alunée ; plus tard elle se cutinise comme le reste de la membrane. A partir de ce moment, il est presque impossible d'obtenir une pénétration des réactifs à l'intérieur de la zygospore ; nous avons alors procédé de deux manières différentes :

1° On peut écraser les zygospores dans du collodion ; il se fait des solutions de continuité dans la membrane, et les réactifs pénètrent par ces fentes à l'intérieur du cytoplasme ; mais pour une zygospore qui conserve la structure normale, une centaine d'autres se trouvent désorganisées.

2° La méthode des coupes au microtome, après inclusion dans la paraffine ou le collodion, présente de grands avantages ; les colorations se font facilement ; mais il est impossible de suivre par ce procédé le sort des noyaux sexuels ; les sections des kystes et des zygospores se ressemblent beaucoup ; on pourrait être amené à décrire une fusion des deux noyaux sexuels alors qu'elle ne se produit que plus tard.

Il est donc de toute nécessité de combiner les deux procédés pour arriver à des résultats satisfaisants : on peut constater alors que la structure des deux noyaux est devenue identique ; le noyau mâle ne se distingue plus du noyau femelle : ils sont placés au début, suivant l'axe même du renflement ; lorsque ce dernier est devenu sphérique, on les trouve situés, l'un à droite, l'autre à gauche (fig. 2, D, E, F) ; finalement, ils se rapprochent et arrivent même à se toucher, mais sans jamais se fusionner (Pl. VII, fig. 10).

Wager, dans sa communication préliminaire, annonce que la fusion ne se produit qu'au moment de la germination de la zygospore, lorsque le protoplasma est sorti de l'œuf pour donner un sporange.

Il nous a été impossible de vérifier le fait, car aucune germination ne s'est produite jusqu'ici dans nos cultures.

On observe de très grandes différences dans la grosseur et la forme des zygospores. Au début de nos observations, nous avons rencontré des zygospores volumineuses et arrondies, les gamètes qui copulaient ensemble étaient ordinairement très rapprochés et souvent de taille presque égale, de telle sorte qu'il était parfois difficile sinon impossible de déterminer le sexe des gamètes.

Cette difficulté n'existait pas dans nos cultures les plus récentes : on y trouvait, mélangées en proportion à peu près égale, des zygospores de deux sortes : les unes à surface lisse et presque incolore (Pl. VII, fig. 7, 8), les autres à surface épineuse et colorée en jaune brun (Pl. VII, fig. 6). Nous n'avons rien vu qui puisse permettre de supposer avec Nowakowski un mode de formation différent pour ces deux espèces de zygospores.

On sait que les gouttes d'huile qui se trouvent dans le cytoplasme des gamètes, se réunissent plus tard à l'intérieur de l'œuf en une grosse sphère centrale : au bout d'une quinzaine de jours, le contenu des deux espèces de zygospores présentait certaines différences : ainsi, dans les œufs à membrane lisse, le globule oléagineux central continuait d'être visible ; sous la membrane, on distinguait un grand nombre de globules oléagineux réfringents et sphériques ; dans les zygospores épineuses, le globule central a souvent disparu et le cytoplasme est plus homogène.

Lorsqu'on fait agir l'iode ioduré sur les kystes et les zygospores, le cytoplasme prend une couleur acajou très prononcée : cette réaction indique la présence du gly-

cogène ; cette substance imprègne le protoplasma ; la coloration en effet n'est pas localisée sur des granules déterminés ; elle s'étend uniformément à toute la masse.

On rencontre quelquefois dans le cytoplasme de la zygospore (fig. 2 du texte, F), un très grand nombre de sphérules différenciées, analogues à celles que nous avons signalées précédemment dans les kystes ; leur présence n'a rien de constant ; on peut les colorer de préférence à la fuchsine acide. Autant que nous avons pu en juger, elles apparaissent surtout dans les cultures vigoureuses : il est impossible jusqu'ici de se prononcer définitivement sur leur nature exacte et sur leur rôle. En étudiant le sporange, nous avons vu des formations semblables, ayant les mêmes propriétés générales ; ces dernières proviennent des éléments nucléaires ; dans les zygospores comme dans les kystes, le noyau n'est pour rien dans la genèse des corpuscules : ceux-ci prennent directement naissance dans le cytoplasme.

II

Les résultats nouveaux que nous venons d'exposer concernent : A) La structure histologique ; B) Le développement ; C) La reproduction sexuelle en général.

A

Nowakowski, dans le mémoire remarquable qu'il a consacré au *Polyphagus Euglenæ*, s'est borné à faire une description très complète du développement de ce champignon et de sa morphologie. Au moment où ce savant publiait ses observations, l'histologie des mycètes était encore tout entière à faire : c'est ce qui explique son erreur au sujet du globule réfringent des zoospores qu'il considérait comme un noyau.

Wager, dans la courte citation que nous avons repro-

duite, indique la présence d'un seul noyau chez les gamètes du *Polyphagus* ; mais les détails de structure de ces noyaux nous manquent. Comme le mémoire annoncé par Wager ne saurait tarder à paraître, on pourra comparer nos descriptions et peut-être se complèteront-elles l'une l'autre.

a) *Le noyau.*

Au *stade de repos*, le noyau du *Polyphagus Euglenæ* possède une structure caractéristique : on y trouve une *membrane nucléaire*, un *nucléole* arrondi et excentrique, du *nucléoplasme* légèrement chromatique et un *suc nucléaire* incolore.

Le nucléole est le plus souvent complètement homogène; parfois cependant, il a un aspect spongieux. Le nucléoplasme n'occupe qu'une partie limitée de la cavité nucléaire ; il est en contact avec le nucléole ; sa substance est granuleuse : on ne distingue, sur certains noyaux, qu'un pointillé très fin, alors que d'autres montrent des granules arrondis serrés les uns contre les autres et disposés comme les grains d'un chapelet.

Ce noyau au stade de repos se retrouve sans aucune modification de structure appréciable, dans les zoospores, dans les ampoules végétatives, dans les gamètes et dans la zygospore ; on constate simplement que son volume est en rapport avec la grosseur de la cellule elle-même ; c'est ainsi qu'au moment où va se produire la sporulation, le diamètre du noyau de l'ampoule atteint jusqu'à 15 μ et celui du nucléole 9 μ ; dans les zoospores, le volume du noyau ne dépasse guère 4 μ.

La division se produit dans le sporange ; elle a lieu par karyokinèse : nous avons rencontré des fuseaux au stade de la plaque équatoriale et au stade tonnelet.

Le fuseau se forme à l'intérieur de la cavité nucléaire :

les chromosomes de la plaque équatoriale sont très petits ; on les distingue à peine : leur nombre peut être évalué approximativement à une dizaine ou une douzaine ; le fuseau qui est massif et constitué par une substance homogène, présente un nombre de stries sensiblement égal à celui des chromosomes.

Il est possible que les chromosomes proviennent du nucléole comme chez les amibes (1) et chez les Vampyrelles (2) ; nous ne pouvons cependant rien affirmer puisque nous n'avons pas réussi à observer les premiers états de la prophase. Notre opinion se fonde uniquement sur l'aspect des noyaux du sporange dans l'intervalle des divisions.

Ces noyaux ont un arc chromatique qui tapisse la membrane nucléaire : cet arc chromatique remplace le gros nucléole arrondi des noyaux ordinaires ; il est souvent d'apparence homogène ; on arrive parfois à le décomposer en granulations chromatiques distinctes; leur nombre est d'une dizaine environ. Cette structure tendrait à faire admettre que les chromosomes font partie de l'arc chromatique.

Le nucléoplasme des noyaux du sporange est abondant; sa structure granuleuse est souvent fort nette ; il nous est arrivé de voir les petits nodules, tous d'égale taille, rangés régulièrement en files suivant le grand axe du noyau ; ce nucléoplasme devient homogène lors de la division et constitue le fuseau.

La karyokinèse est encore peu connue chez les Siphomycètes, malgré les travaux d'Hartog (3), de Wa-

(1) P.-A. Dangeard : *Etude de la karyokinèse chez l'Amœba hyalina* (Le Botaniste, 7e Série, 1900).

(2) P.-A. Dangeard : *Etude de la karyokinèse chez la Vampyrella vorax* (Le Botaniste, 7e Série, mai 1900).

(3) Hartog: *On the Cytology of the vegetative and reprod. organs of the Saprolegnieæ* (Transact. of the royal Irish Academy, 1895).

ger (1), de Dangeard (2), de Trow (3), de Stevens (4), de Davis (5). Les résultats les plus complets sont dus à Wager, Stevens et Davis, mais ils ne s'appliquent qu'aux genres *Peronospora* et *Cystopus*.

D'après Stevens, les mitoses, chez le *Cystopus* (Albugo) *Bliti* se ressemblent dans l'ogone et dans l'anthéridie ; le fuseau est intranucléaire ; il n'existe point de radiations cytoplasmiques. Les centrosomes se voient nettement à l'anaphase ; ils sont intranucléaires; ils disparaissent après la mitose. La membrane nucléaire persiste après la métaphase ; le nucléole conserve son individualité pendant la division.

Davis qui vient d'étudier le *Cystopus candidus* constate que le fuseau est intranucléaire et que la membrane du noyau persiste jusqu'à la fin de l'anaphase ; mais il n'a pas vu les centrosomes ; d'autre part, ses figures indiquent la disparition du nucléole ; le nombre des chromosomes est probablement compris entre 12 et 16, ainsi que l'avait déjà constaté Wager.

La karyokinèse chez le *Polyphagus Euglenæ* nous a permis de signaler également la présence d'un fuseau intranucléaire et l'existence d'une douzaine de chromosomes; il n'existe ni centrosomes, ni radiations cytoplasmiques; l'origine des chromosomes reste douteuse. Tandis que Stevens et Davis les font provenir du réseau de linine,

(1) Wager : *Observations on the structure of the nuclei in Peronospora parasitica* (Annals of Botany, V. IV, 1889. — *On the structure and reproduction of Cystopus candidus* (Id, V. X, 1896).

(2) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e Série, 1890).

(3) Trow : *The Karyology of Saprolegniaceæ* (Annals of Botany, V. IX).

(4) Stevens : *The compound oosphere of Albugo Bliti* (Bot. Gazette, V. XXVIII, 1899).

(5) Davis : *The fertilization of Albugo candida* (Bot. Gazette, V. XXIX, 1900).

nous serions assez disposé à croire qu'ils sont logés dans le nucléole. Ces différences tiennent peut-être à la structure différente du nucléoplasme dans les genres en question.

b) *Les cœnosphères.*

Nous avons groupé récemment, sous le nom de cœnosphères des corpuscules spéciaux colorables qui existent dans le cytoplasme d'un certain nombre de Champignons.

Le *Polyphagus* nous a permis d'étudier à nouveau ces formations ; il n'est pas inutile de résumer leur histoire, afin d'éveiller l'attention des histologistes sur ce nouvel élément de la cellule.

Dès le début de nos recherches sur la structure des Champignons, nous avons reconnu la présence de ces corpuscules, sinon leur véritable nature, ainsi qu'en témoigne la citation suivante :

« Avec l'iode, on peut déjà s'assurer qu'il y a bien au centre de l'oosphère un corpuscule sphérique (fig. 17) ; sur les préparations au carmin, on retrouve ce corpuscule ; il est plus gros qu'un noyau ordinaire ; ses contours sont très nets ; sa substance se colore un peu moins que le protoplasma environnant et elle paraît complètement homogène, sans aucune granulation. Ces caractères ne s'accordent guère avec ceux d'un noyau ; si on devait le considérer comme tel, il serait d'une nature particulière et la question de son origine se poserait. Le nombre des noyaux d'un oogone étant bien supérieur à celui des oosphères, il faudrait admettre qu'un certain nombre de noyaux prennent des caractères particuliers ; or, si l'on examine les oogones au stade représenté (fig. 14), on voit qu'ils deviennent de plus en plus indistincts ; on finit par ne plus voir autre chose que de fins granules de chroma-

tine, disséminés dans le protoplasma ; la substance des noyaux semble s'être éparpillée ; cet aspect persiste alors que les oosphères sont déjà formées et recouvertes d'une fine membrane.

« Si l'on considère que le corpuscule sphérique est visible au centre de l'oosphère, ou se trouve remplacé par une vacuole, selon que les matériaux d'étude ont séjourné plus ou moins longtemps dans l'alcool ou le chloroforme ; si l'on ajoute qu'un corpuscule semblable se trouve à la même place dans les oosphères plus âgées (fig. 22, 23, 24) et que ce dernier incontestablement est de nature oléagineuse, on est conduit à cette conclusion : le corpuscule sphérique que l'on trouve au centre des jeunes oosphères n'est pas un noyau : c'est le début du gros globule oléagineux caractéristique des oospores mûres (1). »

Nous avions étendu ces observations à plusieurs Saprolégniacées et Péronosporacées, et nous les avions résumées en disant qu'au centre des oosphères, se montre dès le début un corpuscule sphérique, formé par une substance homogène se colorant peu ou point par l'hématoxyline : il grossit peu à peu, devient plus sensible aux colorants ; finalement, il occupe un large espace dans l'oospore. La manière dont il se comporte sous l'action prolongée du chloroforme et de l'alcool démontre sa nature oléagineuse (2).

Peu de temps après, Wager étudiant la structure et la reproduction du *Cystopus candidus* combat nos conclusions : « Les observations de Dangeard, dit-il, sont intéressantes et ses figures de l'aspect présenté par l'oospore sont correctes, mais son interprétation est fausse. » Wager estime que le corpuscule signalé par nous *corres-*

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches histologiques sur les champignons* Le Botaniste, 2e série, p. 107).
(2) P.-A. Dangeard : *Loc. cit.* p. 140-141.

pond à un amas central de protoplasma très dense renfermant un noyau (1).

Mais Stevens tout récemment est revenu sur cette question, et ses observations nous donnent raison (2); le centre de l'oosphère n'est pas occupé par un amas de protoplasma renfermant un noyau : il s'agit dans l'*Albugo Bliti* d'un *globule sans structure, plus petit qu'un noyau ordinaire et se comportant différemment sous l'action des réactifs colorants.* Stevens propose de désigner ce globule sous le nom de cœnocentre.

Il est donc établi qu'*au centre des oosphères des Saprolégniacées et des Péronosporacées, il existe un corpuscule de nature spéciale, ne pouvant être assimilé à un noyau.*

Dans le cours de nos recherches sur l'histologie des champignons, notre attention a été attirée plusieurs fois sur des corpuscules semblables ; à ce moment, on ne connaissait, en dehors du noyau, aucun autre élément figuré de la cellule que les centrosomes ; nous avions tout naturellement classé sous cette dénomination les formations nouvelles qui se rencontraient dans nos préparations.

La première description s'applique à l'asque d'une Pézize ; après la fusion des deux noyaux copulateurs apparaissent deux globules homogènes, à contour nettement défini : « Leur situation n'est pas fixe : une seule fois, nous les avons trouvés au contact du noyau, ce qui éveillait l'idée qu'ils pouvaient en provenir ; mais, le plus souvent, ils sont l'un en avant, l'autre en arrière du noyau, à des distances variables. Leur caractère de généralité ne permet pas de les considérer comme de simples globules oléagineux (3). »

(1) Wager : *On the Structure and Reproduction of Cystopus candidus* (Annals of Botany, V. x. 1896, p. 229).

(2) Stevens : *The Compound oosphere of Albugo Bliti* (Bot. Gazette, V. XXVIII, septembre 1899, p. 160-162).

(3) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Ascomycètes* (Le Botaniste, 4e série, p. 39).

La seconde description concerne des éléments semblables qui se trouvent dans la baside du *Polyporus versicolor* :

« Ces corpuscules sont constitués par un globule de substance homogène qui ne se colore que difficilement par l'hématoxyline : ils sont entourés d'une zone claire très nette qui les sépare du protoplasma.

Leur position rappelle tout à fait celle des centrosomes que nous avons signalés dans l'asque de la Pézize ; ils se montrent au moment de la fécondation et se placent l'un en avant, l'autre en arrière du noyau, à une distance variable, quelquefois même au contact de la masse nucléaire ; ils disparaissent lorsque le noyau sexuel se divise pour former les noyaux des spores (1). »

Dans les *Tremella*, c'est à l'intérieur des sporidies que se trouvent les globules colorables :

« Sous la membrane de la sporidie, le protoplasma est disposé en un fin réticule au milieu duquel se trouve le noyau; ce dernier a repris sa forme globuleuse, et on y distingue un nucléole excentrique et des granulations chromatiques comme dans les stades précédents ; leur disposition n'a rien de régulier. Mais on rencontre en outre dans le protoplasma un corpuscule qui possède tous les caractères attribués aux centrosomes ; il est exactement sphérique, sa substance est dense, homogène ; il se colore en rouge comme le nucléole; de plus, il est entouré par une zone annulaire incolore (2) ».

Enfin, chez le *Bactridium flavum*, ces corpuscules existent en grand nombre dans les conidies composées (3).

(1) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Basidiomycétes* (Le Botaniste, 4e série, p. 164-165).

(2) P.-A. Dangeard : *La reproduction sexuelle des Basidiomycètes*, loc. cit., p. 134.

(3) P.-A. Dangeard : *Sructure et communications protoplasmiques dans le Bactridium flavum* (Le Botaniste, 7e série, p. 33).

Le *Polyphagus Euglenæ* se prête beaucoup mieux que les espèces précédentes à l'étude des cœnosphères : on les y rencontre, en effet, tout au moins dans les kystes (fig. 3 du texte, C) et les zygospores B, D, alors que

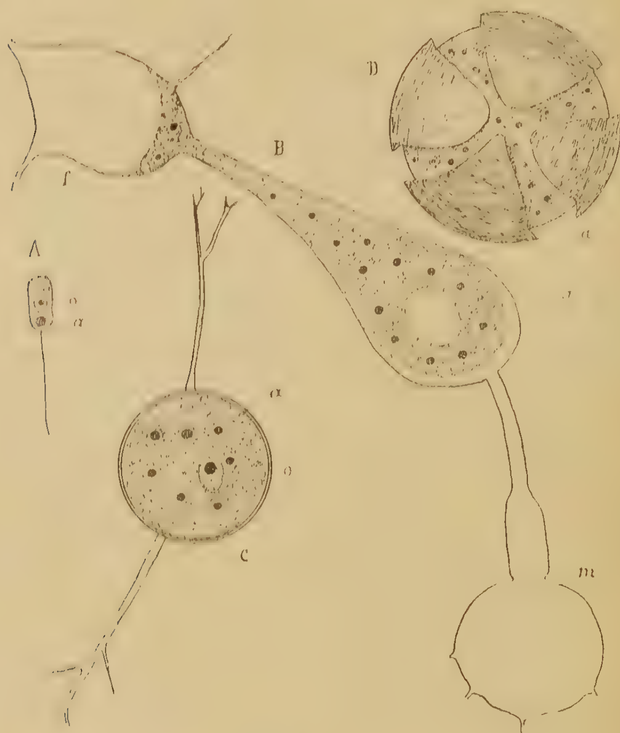


Fig. 3.

partout ailleurs nous n'avons réussi jusqu'ici à les mettre en évidence que dans un seul organe et à un moment déterminé de la formation de cet organe.

Propriétés générales des cœnosphères. — Les cœnosphères sont des sphérules à contour net, qui sont formées par une substance dense et homogène ; cette substance se colore par le carmin et l'hématoxyline, mais très diffi-

cilement; la fuchsine acide donne souvent de meilleurs résultats; parfois la coloration rouge obtenue est intense et rappelle celle qu'on obtient par l'action du même réactif sur les pyrénoïdes.

C'est avec les pyrénoïdes que les cœnosphères présentent la plus grande ressemblance, tant au point de vue de la forme qu'à celui de la structure et de la sensibilité aux réactifs; malheureusement, il nous a été impossible de savoir s'ils se multiplient quelquefois par division ou s'ils sont toujours de nouvelle formation; alors même que ce dernier point serait établi d'une façon certaine, cela n'empêcherait nullement de considérer les cœnosphères comme un élément figuré, comme un organe de la cellule des Champignons. Les flagellums ne se montrent qu'à un moment donné dans la vie de l'individu; chez les végétaux supérieurs, ces organes n'apparaissent que dans les anthérozoïdes : ce sont des éléments transitoires comme la fonction qu'ils remplissent.

Il est assez naturel de penser que si les cœnosphères ne sont pas des éléments permanents de la cellule, c'est que leur fonction est également interrompue pendant un temps plus ou moins long de la vie du champignon, et alors on doit se demander quelle est cette fonction.

Nous savons que les pyrénoïdes se recouvrent d'une couche d'amidon, grâce à la fonction chlorophyllienne exercée par le chloroleucite. Les champignons n'ont pas de chlorophylle; leurs cellules sont dépourvues d'amidon; par contre, elles renferment fréquemment du glycogène; or, ce glycogène est surtout localisé dans les organes où nous avons trouvé des cœnosphères. Errera, depuis longtemps, a signalé la présence de glycogène dans les asques (1); l'oosphère des Saprolégniacées en contient

(1) Errera : *L'épiplasme des Ascomycètes et le glycogène des végétaux*, Bruxelles, 1882.

également, ainsi que nous l'avons montré autrefois (1) ; cette substance existe abondamment dans les basides : elle se trouve chez le *Polyphagus* à la fois dans les kystes et les zygospores. Il doit y avoir là autre chose qu'une simple coïncidence ; nous pensons que la formation du glycogène a un rapport quelconque avec l'existence des cœnosphères. On devra rechercher également s'il n'existe point un lien étroit entre la présence du glycogène et la transformation oléagineuse subie par le protoplasma dans les kystes, les oospores et en général dans toutes les cellules qui passent à l'état de repos.

Une autre coïncidence nous a frappé : les cœnosphères du *Polyphagus Euglenæ* ont une coloration jaune : or, plusieurs des champignons où ces éléments ont été rencontrés jusqu'ici ont cette même teinte, par exemple les Tremelles et le *Bactridium* ; on pourra donc tout d'abord porter de préférence les recherches sur les champignons colorés en jaune.

Dans la cellule, il n'y a que le noyau dont on ait pu suivre d'une façon certaine la descendance : *Omnis nucleus e nucleo*. On a voulu à un moment donné ajouter cet autre axiome : *Omnis nucleolus e nucleolo* ; mais on n'a pas tardé à reconnaître que les nucléoles pouvaient disparaître et se reformer ensuite de toutes pièces. On n'a pas encore élucidé complètement la destinée des leucites ; mais nous savons tout au moins que les pyrénoïdes apparaissent fréquemment par nouvelle formation (2).

Nous avons depuis longtemps montré que les Chytridinées forment la souche des Mycètes ; cette famille se rattache directement par la base aux Monadinées zoospo-

(1) P.-A. Dangeard : *Recherches histolog. sur les Champignons* (Le Botaniste, 2e série, p. 109).

(2) P.-A. Dangeard : *Mémoire sur les Chlamydomonadinées*, loc. cit., p. 190-193.

rées. Tous les auteurs qui se sont occupés des Chytridinées savent que chaque zoospore est munie d'un globule réfringent situé près du point d'insertion des flagellums ; mais la nature de ce globule a été diversement interprétée. Schmitz le considère comme un noyau ayant une réfringence semblable à celle de l'huile et possédant après coloration une structure complètement homogène (1). Zimmermann fait remarquer avec raison qu'on ne connaît pas d'autre exemple d'une structure semblable du noyau (2). Nous avons vu que Nowakowski a décrit aussi dans le *Polyphagus Euglenæ* ce globule comme le véritable noyau de la zoospore.

Cette erreur d'interprétation est due soit à une certaine sensibilité que présente la substance du globule aux réactifs colorants, soit à une confusion possible avec le véritable noyau.

Le noyau de la zoospore des Chytridinées est indépendant du globule réfringent ; il a une structure vésiculaire et possède un nucléole comme le noyau des autres champignons.

On peut se demander, dans ces conditions, si le globule réfringent des zoospores de Chytridinées est une simple goutte d'huile.

Lorsque dans un sporange, il se produit autant de flagellums qu'il y a de noyaux et d'individualités cellulaires, nous n'hésitons pas à dire que ces flagellums sont des organes de la cellule.

N'est-il pas étonnant de voir apparaître, dans le même sporange, un nombre de globules précisément égal à

(1) Schmitz : *Untersu. uber die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne in Pflanzenzellen* (Verhand d. Natur. Vereins d. preus. Rheinlande. Westfalens, 1880, p. 175).

(2) Zimmermann : *Die Morphol. und Phys. des Pfanzl. Zellkernes, Iéna*, 1896, *p.* 33.

celui des zoospores, s'il ne s'agit que de simples gouttelettes oléagineuses ?

Nous serions assez disposé à considérer la sphère réfringente des zoospores comme un organe transitoire; nous aurions voulu pouvoir l'identifier complètement avec les cœnosphères ; l'origine de ces dernières formations eût été établie ainsi pour tout le groupe des Champignons. Malheureusement, nos essais de coloration n'ont pas donné tous les résultats que nous en attendions ; le globule réfringent montre bien parfois une certaine sensibilité aux réactifs : mais elle n'est jamais aussi prononcée que celle des cœnosphères ,et il est prudent d'attendre avant de formuler une conclusion générale.

B

Le développement du *Polyphagus Euglenæ* a été indiqué dans la partie descriptive avec suffisamment de détails, pour qu'il soit inutile d'y revenir ici ; il est toutefois utile d'insister sur la découverte de kystes à un seul noyau, qui, extérieurement,ressemblent, à s'y méprendre, à des zygospores.

L'existence simultanée de kystes et de zygospores dans une même espèce, n'avait pas encore été signalée, à notre connaissance, chez les Chytridinées.

Les kystes du *Polyphagus* sont dépourvus de la grosse sphère centrale d'huile qui se trouve dans les zygospores ; si cette différence avait quelque valeur en dehors de l'espèce considérée, on serait en droit de penser que beaucoup des formations décrites comme kystes chez les Chytridinées, ont en réalité une origine sexuelle ; de nouvelles recherches sont nécessaires pour fixer définitivement nos connaissances sur ce point du développement des Archimycètes.

C

Le *Polyphagus Euglenæ* est un Archimycète ; sa reproduction sexuelle doit, *a priori*, rappeler les phénomènes d'autophagie, tels qu'ils se sont montrés, au début de la sexualité.

a) *La nature des gamètes.*

L'autophagie sexuelle se produit entre deux individus manquant de l'énergie nécessaire à leur développement ultérieur (1) ; cet état spécial leur confère la qualité de gamètes.

En général, les gamètes sont formés dans des gamétanges que l'on peut distinguer le plus souvent des sporanges ordinaires ; l'attraction sexuelle se manifeste, dès la sortie du gamétange et avant tout développement végétatif des gamètes.

Il est possible que l'on découvre chez les Chytridinées une copulation entre gamètes pendant la période d'activité ; mais, chez le *Polyphagus*, les gamètes sont tout d'abord *dépourvus d'attraction sexuelle* ; celle-ci ne se développe que plus tard, *après une période de végétation*. Ce fait a entraîné quelques modifications intéressantes dans le mode de formation de l'œuf.

En effet, les gamètes s'étant dispersés, à leur sortie du gamétange, sans aucun souci d'une copulation ultérieure, ils se trouvent souvent éloignés les uns des autres, lorsque l'attraction sexuelle apparaît sous l'influence d'une disette d'aliments.

L'autophagie semble difficile à réaliser dans ces conditions ; elle se fait cependant le plus simplement du monde ; le gamète mâle utilise un de ses filaments nourriciers

(1) P. A.-Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série).

pour atteindre le gamète femelle ; ce pseudopode perfore la paroi de l'ampoule et assure une communication entre les deux éléments sexuels ; nous avons vu comment s'opère ensuite le mélange des deux cytoplasmes.

La copulation dans le *Polyphagus* plaide en faveur de notre théorie de la sexualité ; la nature du pseudopode, les conditions dans lesquelles il se forme, indiquent clairement que les phénomènes sexuels ne sont qu'une variante de la nutrition ordinaire.

La reproduction sexuelle du *Polyphagus* est exactement comparable à celle d'un *Chlamydomonas* : les différences qui existent entre le mode de formation de l'œuf dépendent uniquement du moment où se manifeste l'attraction sexuelle ; chez le champignon, les gamètes sont d'abord indifférents les uns pour les autres ; ils germent, se nourrissent aux dépens des Euglènes comme des zoospores ; lorsque l'attraction sexuelle agit, il faut un organe copulateur pour assurer l'union des cytoplasmes ; cet organe n'est autre chose qu'un filament nourricier adapté à sa nouvelle destination, de telle sorte que *la sexualité est assurée par le même procédé et par les même éléments que la nutrition ordinaire*.

Le moment où l'attraction sexuelle apparait dans les gamètes est variable et il est loin de correspondre pour les deux cellules en présence : on voit des gamètes mâles copuler dès la germination ; par contre des gamètes femelles atteignent le stade qui, chez les individus ordinaires, précède immédiatement la germination.

Ceci nous rend compte de la déviation que nous observons dans la reproduction sexuelle des Mucorinées, des Péronosporées, des Saprolégniées, où la copulation a lieu entre les gamétanges eux-mêmes.

Si tous ces faits s'expliquent facilement dans notre théorie, on conviendra qu'il n'en est pas de même avec la

théorie régnante de Van Beneden et celles plus récentes qui en découlent.

b) La fusion des noyaux sexuels.

On a observé deux cas dans le mode de fusion des noyaux sexuels.

Assez souvent, la copulation des noyaux suit de près le mélange des cytoplasmes ; c'est ce qui existe chez les *Chlamydomonas* (Dangeard), les *Œdogonium* (Klebahn), les *Fucus* (Strasburger), etc.; un certain nombre d'animaux se comportent de même. La fusion est alors très complète : les diverses parties des deux noyaux sexuels s'unissent intimement et se confondent ; il est impossible de distinguer à la première segmentation la chromatine mâle de la chromatine femelle.

Dans le second cas, l'union des noyaux sexuels est tardive ; elle ne se produit qu'au moment de l'entrée en division et dans le noyau de segmentation ; on peut quelquefois distinguer les chromosomes provenant du noyau mâle, de ceux qui ont été fournis par le noyau femelle. Les exemples les plus connus sont ceux de l'*Ascaris*, des *Cyclops* et du *Pterotrachea* parmi les animaux (1). Klebahn a constaté une fusion tardive des noyaux chez les Conjuguées; mais l'union des divers éléments est complète et la chromatine mâle ne saurait être distinguée de la chromatine femelle.

Il semble, qu'en général, l'attraction ne s'exerce que sur des noyaux jeunes ou sur des noyaux se préparant à la division.

L'exemple du *Polyphagus* confirme cette manière de voir : dans ce champignon, en effet, le noyau de chaque gamète a pris part à un développement végétatif préalable

(1) Wilson : *The Cell in development and inheritance, London*, 1898, *p*. 153.

de la cellule ; il est par suite âgé : de plus, il présente tous les caractères d'un noyau au stade de repos. Comme conséquence, les deux noyaux de la zygospore sont pendant longtemps indifférents l'un pour l'autre, l'attraction n'agira qu'au moment de la germination.

c) La signification du sporange et de l'asque.

L'étude du *Polyphagus Euglenæ* est de nature à jeter quelque lumière sur la question controversée des affinités qui peuvent exister entre les Champignons et les Algues.

Les Saprolégniées ont été placées tantôt parmi les Algues, tantôt parmi les Champignons. Sachs, dans son *Lehrbuch der Botanik* réunissait sous la dénomination commune de Coeloblaste les Algues siphonées et les Champignons siphomycètes. Quelques auteurs admettent encore une parenté directe entre plusieurs familles des deux groupes; le nom de Phycomycètes sous lequel on réunit souvent les Saprolégniées, les Péronosporées, les Mucorinées, les Entomophthorées, les Chytridinées est destiné à consacrer l'idée que les familles en question sont des Algues filamenteuses ayant perdu leur chlorophylle. Certaines Chytridinées étant dépourvues de mycélium, on a supposé que la disparition des filaments nourriciers est une conséquence de la vie parasitaire ; il est vrai qu'on a aussi la ressource de faire dériver les Champignons inférieurs des Protococcacées non filamenteuses (1).

Nous avons montré que l'origine des Champignons était beaucoup plus simple ; la famille des Chytridinées, qui est la source commune de tous les mycètes, se détache des Monadinées zoosporées ; à partir de là, on peut suivre pas à pas l'évolution du système végétatif et des appareils

(1) G. Klebs : *Beitrage zur Kenntnis niederer Algenformen* (Bot. Zeitung, 1881).

reproducteurs : on peut reconstituer tous les anneaux de la chaîne fongique, et il n'est pas nécessaire d'invoquer une parenté directe pour expliquer les ressemblances qui existent entre les Champignons et les Algues : ce sont deux groupes à développement parallèle mais indépendant; certains caractères semblables ont été transmis par les Flagellés, ancêtres communs ; d'autres proviennent d'adaptions ultérieures répondant à des besoins identiques (1).

Cette manière de voir a été adoptée par Fischer dans une savante monographie des Siphomycètes : ce savant n'a toutefois pas cru devoir écarter définitivement le nom de Phycomycètes (2).

Aujourd'hui, il ne s'agit rien moins que d'une dislocation complète du groupe des Champignons.

Selon Harper, les différences qui existent entre le mode de formation des spores dans l'asque et le sporange rendent impossible l'idée d'une parenté directe entre les Phycomycètes et les Ascomycètes (3).

Nous allons examiner ces différences et voir si elles ont réellement l'importance qu'on leur attribue.

Dans les sporanges étudiés par Harper, la fragmentation du cytoplasme résulte d'invaginations de la surface ectoplasmique ou de la surface des vacuoles ; ces invaginations s'étendent, se croisent et s'entrecroisent, délimitant finalement les spores. La fragmentation est progressive tout au moins dans les gros sporanges des *Synchytrium* et des *Pilobolus* ; elle divise la cellule mère en îlots multinucléés qui se séparent finalement en protospores à

(1) P. A. Dangeard : *Recherches sur les organismes inférieurs* (Ann. sc. nat., t. IV, 7e série).

(2) Fischer : *Phycomyceten* (Rabehorst's Kryptogamen Flora, Leipzig, 1893).

(3) Harper : *Cell Division in Sporangia and Asci* (Annals of Botany, vol. XIII, décembre 1899).

un seul noyau ; les îlots sont irréguliers, de grosseur différente, et ils contiennent un nombre variable de noyaux.

Dans l'asque, chaque noyau est accompagné d'un cône de kinoplasme dont les stries s'étendent en arc au sein du cytoplasme : ces fibres kinoplasmiques finissent par constituer une plaque ellipsoïdale qui délimite la spore ; les cellules-filles sont pour ainsi dire découpées à l'intérieur du cytoplasme général ; elles restent entourées par l'épiplasme.

Cette dissemblance entre le sporange et l'asque conduit Harper à chercher les ancêtres des Ascomycètes ailleurs que chez les Champignons inférieurs ; d'après ce savant, les phénomènes observés par Strasburger lors de la formation des zoospores chez l'*Œdogonium* pourraient peut-être nous indiquer l'origine du processus de la division observée dans l'asque ; les travaux de Thaxter sur les Laboulbeniacées montrent la grande ressemblance de ce groupe avec les Floridées, l'hypothèse d'une multiple origine des Champignons a par suite gagné du terrain. Dans ces conditions, un essai ayant pour but de rapprocher la sporulation d'algues telles que l'Œdogonium et la division libre de l'asque, n'est pas sans valeur (1).

Chez l'*Œdogonium*, selon Strasburger (2), on voit apparaître sur le côté de la cellule qui va donner naissance à la zoospore, une sorte de pôle buccal de nature hyaloplasmique ; le noyau vient se placer en face ; des stries apparaissent au niveau du pôle buccal et s'étendent en arrière dans le cytoplasme : il y aurait là quelque chose d'analogue à la division cellulaire de l'asque.

Or « the cleavage in the sporangia of the Phycomycetes described corresponds to the method of cell division in

(1) Harper : *Loc. cit.* p., 521.
(2) Strasburger : *Schwärmsporen, Gameten etc.* Iéna, 1892.

Cladophora and it may be that the type of division shown in the swarm spores has been developped in to that shown in Œdogonium and the ascus (1) ».

Si nous avons bien compris, cela veut dire que la sporulation des *Cladophora* et des Phycomycètes est identique et que le mode de division observé chez l'*Œdogonium* et dans l'asque n'en est peut être qu'une modification.

Or, si on sépare le sporange de l'asque uniquement d'après les raisons fournies par Harper, il faut nécessairement établir la même distinction entre le sporange des *Œdogonium* et celui des *Cladophora*.

Que, si on suppose une transition possible entre les deux formes de sporanges chez les Algues, il n'existe aucune raison pour qu'une transition analogue ne se soit pas développée d'une façon indépendante chez les Champignons.

La partie la plus importante du problème a été négligée ; l'asque doit sa naissance à la copulation de deux gamètes, son noyau est un noyau de segmentation ; cet organe provient ainsi de la germination d'un œuf (2) ; rechercher son origine sans se préoccuper de son mode de formation et de sa nature semble chimérique.

Brefeld considère l'asque comme la forme la plus élevée du sporange ; selon ce savant, les Ascomycètes se rattachent aux Zygomycètes, par l'intermédiaire des Hemiasci (3).

De notre côté, nous sommes arrivé à établir la vraie nature de l'asque : cet organe est un sporogone.

Les deux opinions ne sont pas aussi contradictoires qu'elles le paraissent ; nos observations complètent celles de Brefeld et elles leur apportent même un appui inattendu.

(1) Harper : *Loc. cit.*, p. 524.

(2) P. A. Dangeard : *La sexualité des champignons* (Le Botaniste, 7e série, 1900).

(3) Brefeld : *Unters. aus d. Gesammt. der Mykologie*, H. X, 1891.

Considérons le *Polyphagus Euglenæ* : les sporanges ordinaires de ce parasite prennent naissance aux dépens d'une ampoule uninucléée ; mais d'autres sporanges proviennent de la germination de la zygospore : ce sont des sporogones qui se développent sur une ampoule dans laquelle deux noyaux se sont fusionnés en un seul ; les asques ont un mode de formation tout à fait analogue, et les affinités des Ascomycètes ne sont guère contestables.

Chez les Ascomycètes, le sporange de la reproduction asexuelle a disparu sous l'influence de la vie aérienne ; il a été remplacé par des appareils conidiens de formes très variées ; mais le sporogone s'est conservé et il est semblable à celui du *Polyphagus* ; c'est donc, en définitive, un véritable sporange.

Brefeld a considéré les Mucorinées comme les ancêtres des Ascomycètes : cette opinion pouvait se soutenir, il y a quelques années ; aujourd'hui, il est possible de préciser davantage.

Les sporanges des Siphomycètes sont de deux sortes : les uns ne renferment qu'un seul noyau au début ; les autres sont au contraire plurinucléés. Cette dernière disposition est la plus répandue ; on la trouve dans les Mucorinées, les Saprolégniées, les Péronosporées ; chez ces mêmes familles, la formation de l'œuf a subi une déviation importante : l'attraction sexuelle s'exerce entre les gamétanges. Chez les Ascomycètes, il n'existe dans la reproduction sexuelle que deux gamètes comme chez le *Polyphagus* ; ce caractère ancestral permet de penser que les Ascomycètes se sont détachés des Archimycètes au niveau du *Polyphagus*.

Il va sans dire, d'après cela, que nous n'accordons qu'une faible importance aux différences signalées par Harper dans le mode de formation des spores de l'asque et du sporange. On peut entrevoir la possibilité d'une transition, puisqu'un certain nombre d'Ascomycètes tels

que les *Eremascus*, les *Dipodascus*, sont dépourvus d'épiplasme. Alors même que le fossé resterait infranchissable, on aurait la ressource d'invoquer une disparition des types intermédiaires ou une variation brusque, comme on en observe fréquemment dans l'évolution. Quant à chercher l'origine de l'asque chez les algues, il n'y faut pas songer : si on persistait dans cette voie, il faudrait aller jusqu'au bout. Nous avons montré comment l'asque et la baside se correspondent. Voudrait on attribuer aux Basidiomycètes une origine phycoïde ? En ce cas, on pourrait regretter le temps où les Saprolégniées étaient étudiées avec les algues.

PLANCHE VI.

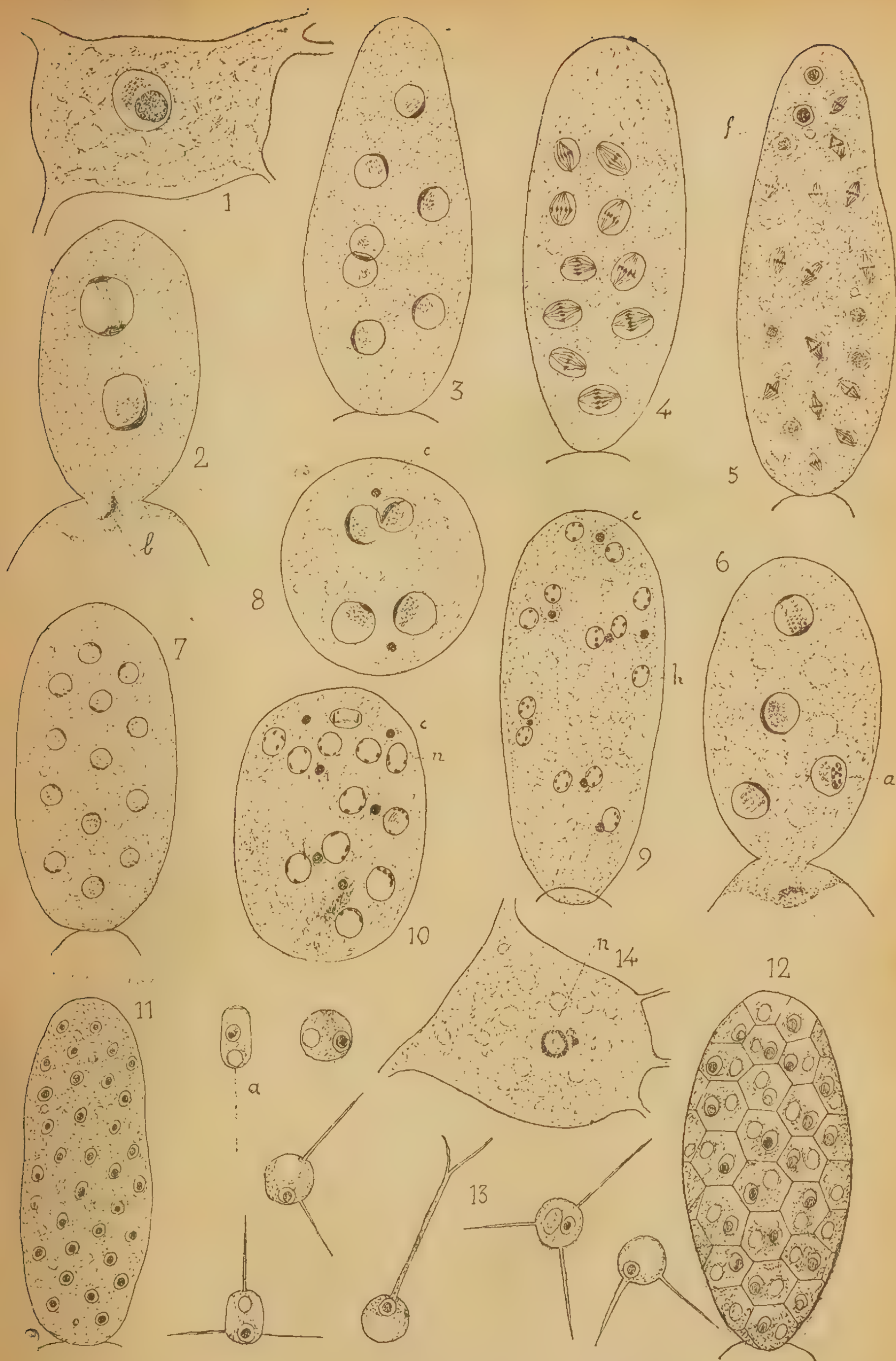
Le *Polyphagus Euglenae* Now.

FIG. 1. — Ampoule avec son noyau végétatif.
FIG. 2, 3, 6, 7. — Structure des noyaux des sporanges dans l'intervalle de deux divisions.
FIG. 4-5. — Noyaux en division.
FIG. 8-10. — Corpuscules spéciaux accompagnant les noyaux.
FIG. 11. — Sporange au moment de la sporulation.
FIG. 12. — Schéma indiquant le mode de formation des zoospores.
FIG. 13. — Les zoospores : leur structure, leur mode de germination.

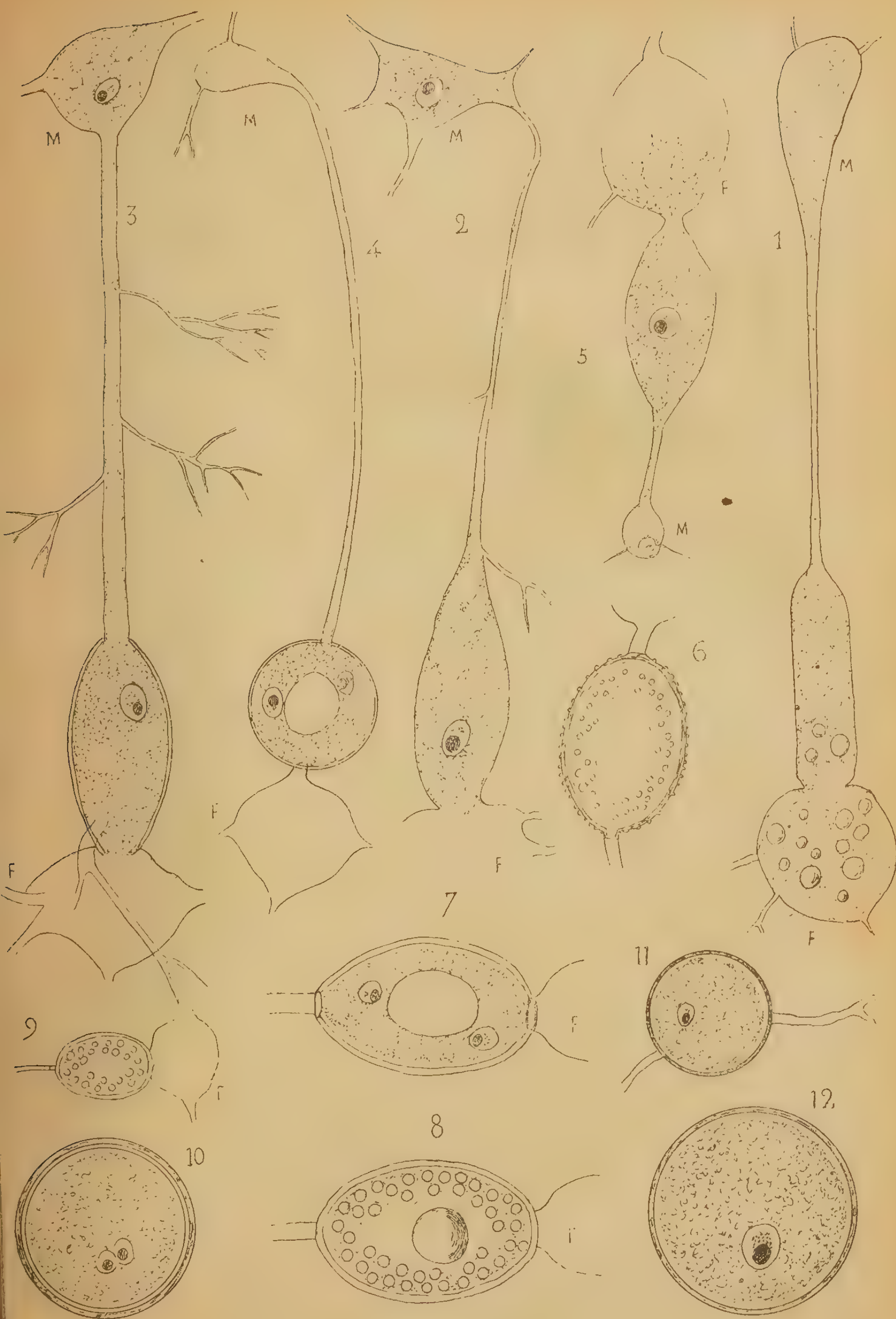
PLANCHE VII.

Le *Polyphagus Euglenae* Now.

FIG. 1-5. — Divers états de la copulation des gamètes.
FIG 6. — Une zygospore épineuse.
FIG. 7. — Jeune zygospore à membrane lisse avec ses deux noyaux.
FIG. 8. — Zygospore âgée.
FIG. 9. — Très petite zygospore.
FIG. 10. — Section d'une zygospore âgée ; les deux noyaux sont accolés.
FIG. 11-12. — Kystes de grosseur différente avec leur noyau.



La sporulation du *Polyphagus Euglenæ*.



La reproduction sexuelle et l'enkystement du *Polyphagus Euglenæ.*

PROGRAMME

D'UN

ESSAI SUR LA REPRODUCTION SEXUELLE

Par P.-A. DANGEARD

Les questions de sexualité ont toujours attiré particulièrement l'attention des philosophes et des naturalistes : nous ne rappellerons pas ici les discussions qui se sont élevées pendant plusieurs siècles entre les spermatistes qui attribuaient au sperme l'origine de l'embryon et les ovistes qui admettaient au contraire le role prépondérant sinon exclusif de l'ovule. Une troisième école professait depuis les temps les plus reculés que le mâle et la femelle contribuent l'un et l'autre à part égale dans la formation de l'embryon, et cette théorie a été établie définitivement par les observations de Pringsheim, Hertwig, Fol, etc.

A l'heure actuelle, il semble qu'une nouvelle période commence dans l'histoire de la sexualité : on se trouve en présence de deux conceptions nettement opposées : celle de Van Beneden et la nôtre.

Van Beneden, dans son remarquable mémoire sur l'*Ascaris* (1), a montré que l'ovule et le spermatozoïde n'ont pas la même structure que les cellules ordinaires : leurs noyaux sont des demi-noyaux qui doivent porter un nom

(1) Van Beneden : *Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire* (Arch. de Biologie, IV).

spécial, celui de *pronucleus* ; chaque gamète pris séparément est un *élément incomplet*. Toutes les théories secondaires qui sont venues, dans ces dernières années, se greffer sur la théorie de Van Beneden ont dû tenir compte de cette manière d'être des gamètes par rapport à la cellule végétative.

Dans notre mémoire sur les Chlamydomonadinées (1), nous avons démontré qu'au début de la sexualité, les gamètes ont la structure des zoospores asexuelles et des cellules végétatives : ce sont des *éléments complets* ; chaque gamète, considéré séparément, est le germe d'un nouvel individu ; il ne lui manque que l'énergie. A un point de vue général, les théories des spermatistes et des ovistes n'étaient pas contradictoires ; un spermatozoïde représente une zoospore, et il en est de même pour l'ovule. Si le développement isolé de ces éléments est devenu impossible à partir d'un certain degré dans l'échelle des êtres vivants, c'est, ainsi que nous l'avons expliqué, par suite d'un retard dans la réduction chromatique qui a modifié complètement les conditions d'existence et la nature même de l'embryon.

En préparant un essai sur la reproduction sexuelle des animaux et des végétaux, il nous a paru qu'il était nécessaire d'établir sur ces nouvelles données une classification des phénomènes sexuels différente de celle qui est adoptée actuellement.

Il y a *reproduction sexuelle* chaque fois qu'il existe des *gamètes* ; les *gamètes* sont des zoospores dépourvues d'énergie : au début de la sexualité, on trouve des *gamètes facultatifs* qui se développent indifféremment avec ou sans copulation préalable.

Ainsi s'établit la transition entre la reproduction asexuelle et la reproduction sexuelle.

(1) P. A. Dangeard : *Théorie de la sexualité* (Le Botaniste, 6e série, p. 263).

L'énergie qui provoque le développement des gamètes n'est pas caractérisée sexuellement : elle peut provenir de sources différentes, et il est nécessaire de distinguer les divers cas qui se rencontrent.

A) Lorsque l'énergie est rendue aux gamètes par une cause d'ordre physique ou chimique, il y a *parthénogenèse*. Limitée de cette façon, la parthénogenèse offre cependant plusieurs degrés : si la réduction chromatique dans l'espèce considérée se fait à la germination de l'œuf, rien n'empêche le gamète fécondé de fournir un embryon normal. Mais si, par suite d'un retard dans la réduction chromatique, le développement de l'être se fait normalement avec 2 n chromosomes, nous ne pensons pas, jusqu'à preuve du contraire, que la parthénogenèse soit possible : le gamète fécondé se cloisonnera, mais il ne donnera pas un embryon normal.

B) Lorsque l'énergie est rendue aux gamètes par l'action d'autres gamètes, il y a *autophagie sexuelle*.

Cette autophagie comprend : 1° *L'autophagie primitive* ou *protogamie*, dans laquelle les gamètes se fusionnent sans copulation des noyaux ;

2° *L'autophagie ordinaire* ou *hologamie*, qui comporte, outre l'union des cytoplasmes, la copulation des noyaux ;

3° *L'autophagie réduite* ou *mérogamie*, qui n'exige pas la participation complète d'un second gamète, mais seulement celle de son cytoplasme ou de son noyau.

La *mérogamie*, s'il s'agit d'espèces isogames, ne renferme que deux cas :

a) Le gamète est fécondé par le cytoplasme du second gamète ;

b) Le gamète est fécondé par le noyau du second gamète.

Nous ne connaissons pas d'exemples du premier mode ; mais il nous semble que la conjugaison des Infusoires

ciliés doit être considérée comme de la *mérogamie nucléaire*.

Dans les espèces hétérogames, la mérogamie comprend quatre cas distincts :

a) Le gamète mâle est fécondé par du cytoplasme femelle : c'est l'*androgamie cytoplasmique*.

b) Le gamète mâle est fécondé par le noyau du gamète femelle : c'est l'*androgamie nucléaire*.

c) Le gamète femelle est fécondé par du cytoplasme mâle : c'est la *gynogamie cytoplasmique*.

d) Le gamète femelle est fécondé par le noyau du gamète mâle : c'est la *gynogamie nucléaire*.

Les expériences bien connues d'Hertwig, de Boveri, de Delage rentrent dans l'*androgamie cytoplasmique*.

La fécondation partielle de Boveri est un cas de *gynogamie cytoplasmique*, si l'on regarde le centrosome comme indépendant du noyau.

Nous ne connaissons pas chez les espèces hétérogames de fécondation opérée par le noyau seul ; nous devons toutefois en admettre la possibilité d'après ce que nous savons de la conjugaison des Infusoires ciliés.

A l'exemple de Giard (1), nous donnons le nom d'*adelphophagie* à l'union de gamètes de même sexe : il est évident qu'au moins en théorie, il existe une *mérogamie adelphophagique ;* c'est très probablement dans l'adelphophagie qu'il faudra classer ce que l'on a désigné jusqu'ici sous le nom de parthénogenèse chez les insectes.

Telle est, dans ses grandes lignes, la nouvelle classification que nous proposons pour l'ensemble des phénomènes sexuels : c'est elle que nous comptons suivre dans une prochaine étude ; bornons-nous, pour l'instant, à examiner, dans cet ordre d'idées, le sac embryonnaire des Phanérogames.

(1) Giard : *Parthénogenèse de la macrogamète et de la microgamète des organismes pluricellulaires.*

Le sac embryonnaire des Phanérogames contient ordinairement huit cellules : la triade supérieure est formée par les deux synergides et l'oosphère : la triade inférieure comprend les trois antipodes ; au centre se trouvent les deux noyaux polaires.

Tous les auteurs admettent, sans exception, que le contenu du sac embryonnaire représente l'endosperme des Conifères et par suite l'appareil prothallien des Ptéridophytes ; les seules divergences proviennent du fait que certains savants considèrent comme cellules végétatives d'endosperme les synergides et les antipodes, alors que d'autres étendent aux synergides le caractère de gamètes.

Dans notre interprétation, toutes les cellules du sac embryonnaire sont des gamètes : la macrospore a germé directement en un gamétange, et nous appelons *mésodes* les deux cellules médianes qui ont pour éléments nucléaires les noyaux polaires.

Cette réduction n'a rien d'invraisemblable si l'on considère qu'une réduction presque aussi complète a eu lieu dans le gamétophyte mâle de plusieurs Ptéridophytes et des Phanérogames.

Nous expliquons de la manière suivante les transformations dont le sac embryonnaire est le siège, en nous plaçant au point de vue de l'évolution.

1° L'oosphère fécondée s'est d'abord développée aux dépens des autres gamètes qui ont alors disparu plus ou moins rapidement.

2° Les antipodes, favorisées par une nutrition abondante, se sont cloisonnées : il y a eu *parthénogenèse* de ces gamètes (Composées).

3° Les mésodes se sont comportées de la même façon.

4° Les mésodes ont associé leur énergie (exemple d'adelphophagie).

5° Un gamète mâle est venu se réunir aux mésodes

(adelphophagie compliquée de fécondation ordinaire).

Quelques-unes de ces dispositions sont déjà suffisamment connues ; les autres se retrouveront sans doute dans l'ensemble des Phanérogames.

Pour la plupart des auteurs, albumen est synonyme d'endosperme ; si notre opinion se confirme, cette manière de voir devra être abandonnée. L'albumen, avec notre interprétation, est un *sporophyte anormal* ; l'endosperme est un *gamétophyte*.

Enfin, il sera possible très probablement d'expliquer l'existence des embryons surnuméraires, tels que ceux qui ont été rencontrés dans le *Mimosa Denharti*, le *Lilium Martagon*, l'*Allium odorum*, etc. ; nous savons en effet qu'un gamète peut être fécondé par un simple fragment de cytoplasme d'un second gamète : c'est ce que nous avons désigné sous le nom de *gynogamie cytoplasmique :* les embryons surnuméraires n'ont sans doute en général pas d'autre origine.

Ces idées sur la nature du sac embryonnaire sont bien différentes de celles qui viennent d'être émises par Van Tieghem (1) : la discussion approfondie de l'une et l'autre manière de voir trouvera place dans un prochain mémoire.

Poitiers, le 22 juin 1900.

(1) Van Tieghem : *Sur le prothalle femelle des Stigmatées* (Journal de Botanique, avril 1900, n° reçu le 21 juin).

ÉTUDE COMPARATIVE

DE LA

ZOOSPORE ET DU SPERMATOZOÏDE

Par P.-A. DANGEARD

On connaît la théorie de la sexualité que nous avons substituée aux diverses interprétations qui étaient données jusqu'ici de la reproduction sexuelle (1) ; récemment, nous rappelions encore les principes qui ont servi de base à cette théorie : « Au début de la sexualité, les gamètes ont la structure des zoospores asexuelles et des cellules végétatives. Ce sont des *éléments complets* ; chaque gamète considéré séparément est le germe d'un nouvel individu ; il ne lui manque que l'énergie. A un point de vue général, les théories des spermatistes et des ovistes n'étaient pas contradictoires ; un spermatozoïde représente une zoospore ; il en est de même de l'ovule (2). »

Arrêtons-nous un instant dans cette note, sur la comparaison précédente entre le spermatozoïde et la zoospore. Les Métazoaires et les Métaphytes ont une origine commune : ils dérivent des Flagellés ; parmi ces derniers,

(1) P.-A. Dangeard : Théorie de la sexualité (*Le Botaniste*, 6e série, p. 263).

(2) P.-A. Dangeard : Programme d'un essai sur la reproduction sexuelle (*Le Botaniste*, 7e série, p. 263).

le premier organisme qui montre la reproduction sexuelle est le *Polytoma uvella* ; on peut donc prévoir que l'organisation du spermatozoïde a conservé quelques caractères de ce Flagellé.

Il résulte de nos récentes observations sur le *Polytoma uvella* que les zoospores et les gamètes de cette espèce

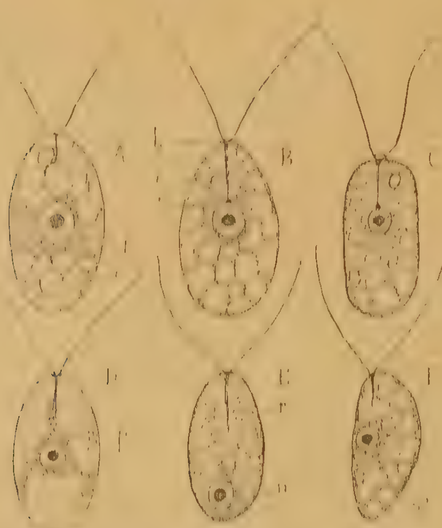


Fig. 1. — Structure des zoospores et des gamètes du *Polytoma uvella* Ehr.

possèdent un appareil locomoteur beaucoup plus complexe qu'on ne l'avait supposé ; il comprend (fig. 1, A, B, C, D, E, F.) :

1° Deux flagellums placés à la partie antérieure du corps ;

2° Un nodule d'insertion des flagellums ou blépharoplaste (fig. 1, B, b) ; le blépharoplaste provient d'un épaississement de l'ectoplasme; il est légèrement chromatique ;

3° Un filet également sensible aux réactifs colorants, pour lequel nous proposons le nom de *rhizoplaste* (fig. 1,

B, r) ; le rhizoplaste part du blépharoplaste et se dirige du côté du noyau ;

4° Le rhizoplaste peut quelquefois être suivi jusqu'au noyau ; on constate alors au point de contact avec la

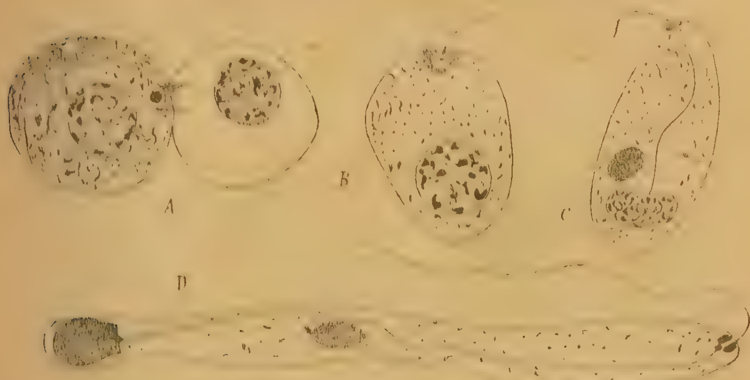


Fig. 2. — Formation des spermatozoïdes dans le genre *Helix* (d'après Korff).

membrane nucléaire un petit nodule, pour lequel nous proposons le nom de *condyle* (fig. 1, B, c).

Examinons maintenant un spermatozoïde au moment de sa formation aux dépens de la spermatide (fig. 2 et 3). Là aussi le flagellum montre à sa base un nodule chroma-



Fig. 3. — Formation des spermatozoïdes chez les Elasmobranches (d'après Suzuki).

tique ; ce nodule se met en relation avec le noyau par un filet colorable qui est l'analogue du rhizoplaste ; au contact du noyau se trouve également un renflement chromatique que l'on peut assimiler au condyle (1).

Par conséquent le spermatozoïde pendant sa formation *rappelle exactement l'organisation de la zoospore du Polytoma uvella, son ancêtre* : c'est là une confirmation remarquable de notre théorie, c'est une nouvelle preuve de l'exactitude de nos conclusions.

Là ne se borne pas cependant l'intérêt de cette étude comparative : les zoologistes s'accordent en général pour attribuer au centrosome de la spermatide la formation des diverses parties du système locomoteur du spermatozoïde ; or, la cellule du *Polytoma uvella*, d'après nos observations, ne possède certainement pas de centrosome : le blépharoplaste, le rhizoplaste et le condyle sont des différenciations protoplasmiques transitoires au même titre que les flagellums ; cette différence d'origine pour des appareils identiques semble *a priori* bien extraordinaire ; aussi sommes-nous convaincu que le centrosome ne joue pas dans la spermatogénèse le rôle qu'on lui attribue ; nous n'admettons pas plus ici que pour la karyokinèse (2) la signification de « centre dynamique » donnée au centrosome.

(1) Consulter Wilson : The Cell in Development and Inheritance. London, 1900, p. 168-169.

(2) P.-A. Dangeard : Etude de la karyokinèse chez l'Amœba hyalina (*Le Botaniste*, 7e série, 10 février 1900).

LA REPRODUCTION SEXUELLE

DES

CHAMPIGNONS SUPÉRIEURS

COMPARÉE A CELLE DE L'ACTINOSPHÆRIUM

Par P.-A. DANGEARD

Communication faite au Congrès international de Botanique de 1900

Nous avons donné récemment une « Etude critique de la reproduction sexuelle des champignons supérieurs » (1) ; chacun peut ainsi se rendre un compte exact de l'état actuel de nos connaissances sur ce sujet.

Si, au début, nos recherches ont été accueillies avec un certain scepticisme, comme il arrive souvent, lorsqu'il s'agit de découvertes de ce genre, on a bientôt reconnu que les faits annoncés étaient exacts ; dès lors la discussion ne pouvait porter que sur l'interprétation.

Aujourd'hui, on se trouve en présence de deux opinions principales :

La première, celle que nous défendons, est celle-ci : *Les fusions nucléaires qui existent chez les Champignons supérieurs, représentent un acte sexuel bien caractérisé.*

(1) P.-A. Dangeard : La reproduction sexuelle des Champignons. Etude critique (*Le Botaniste*, 7e série, 3-4 fascic., mai 1900).

La seconde opinion — celle de Wager — est formulée par son auteur de la manière suivante : *Les fusions nucléaires dont il s'agit ne sont point morphologiquement sexuelles : elles constituent un acte physiologique équivalent* (1).

Dans un cas comme dans l'autre, l'intérêt du phénomène est le même, et si nous cherchons à faire prévaloir notre interprétation, c'est uniquement par souci de la vérité.

Chez les Champignons supérieurs, la sexualité est réduite à son expression la plus simple : deux gamètes s'unissent, fusionnent leurs noyaux et donnent un œuf ; cet œuf est le point de départ de l'asque chez les Ascomycètes, de la baside chez les Basidiomycètes ; il n'existe pas d'appareil accessoire pour favoriser l'union des gamètes ; ceux ci sont en effet contenus dans un même article (2).

Si un certain nombre d'auteurs ont hésité à nous suivre, c'est à cause de cette disposition des gamètes dans un même article et de la parenté rapprochée des noyaux sexuels qui en est parfois la conséquence.

Nous avons bien répondu d'avance à ces objections par des arguments probants ; mais en pareil cas les raisons, même les meilleures, mettent souvent beaucoup de temps à s'imposer ; pour brusquer le dénouement inévitable, rien ne vaut l'exemple de ce qui se passe chez autrui.

L'*Actinosphærium* est un Rhizopode dont la conjugaison vient d'être étudiée avec beaucoup de soin par R. Hertwig (3). L'animal renferme de nombreux noyaux dans son protoplasme ; au moment de l'enkystement, une grande partie de ces noyaux se désagrègent et disparaissent ; le corps se segmente alors en un certain nombre de cellules,

(1) Wager : The sexuality of Fungi (*Annals of Botany*, t. XIII, 1899).

(2) Consulter les séries II-VI du *Botaniste*.

(3) R. Hertwig : Korntheil. Richtungskorperbild. und Befruchtung von *Actinosphærium* (*Abh. k. bayer Akad. Wiss.*, XIX, 2).

dont chacune contient un des noyaux restants ; c'est à ce moment que se fait la reproduction sexuelle.

Le noyau de chaque cellule se divise par mitose et une séparation se produit dans le cytoplasme, amenant la formation des deux gamètes (fig. 1, A) ; dans ces gamètes, le noyau subit deux bipartitions successives ; l'un des noyaux,



Fig. 1. Formation des globules polaires et conjugaison dans l'*Actinosphærium*, d'après Hertwig. Figure empruntée au *Traité de la Cellule* de Wilson.

dans la première bipartition, subit une dégénérescence (fig. 1, A, *p*') ; le même phénomène s'observe à la seconde division (fig. 1, B, *p*', *p*'') ; deux éléments nucléaires disparaissent ainsi dans chaque gamète ; Hertwig les assimile à des globules polaires. Finalement, les gamètes uninucléés opèrent leur conjugaison et fusionnent leur noyau pour donner naissance à l'œuf (fig. 1, C). Cet œuf est le point de départ d'un nouvel individu ; le cytoplasme s'échappe de la membrane et le noyau sexuel se divise pour fournir la forme multinucléée de l'individu adulte (fig. 1, D).

Dans cette reproduction sexuelle, le cytoplasme des gamètes est emprunté à une même cellule, comme chez les Champignons supérieurs; l'existence d'une cloison transitoire ne saurait établir entre les deux cas une différence sensible. Quant à la parenté des noyaux sexuels, elle est beaucoup plus rapprochée dans l'*Actinosphœrium* que chez la plupart des Champignons ; chez ces derniers, en effet, les noyaux sexuels, bien que réunis à l'intérieur d'un même article, sont souvent, comme chez les Urédinées, séparés par de nombreuses générations.

Il est donc indiscutable que la reproduction sexuelle des Champignons supérieurs se présente dans des conditions analogues à celles de l'*Actinosphœrium*, en ce qui concerne l'*origine des gamètes* et la *parenté des noyaux sexuels*.

On pourrait croire, d'après cela, que les observations d'Hertwig ont rencontré chez les zoologistes une certaine résistance et que son interprétation est encore l'objet de nombreuses controverses ; or, il n'en est rien et la reproduction sexuelle de l'*Actinosphœrium* est déjà exposée en bonne place dans les Traités généraux (1). Il ne saurait en être désormais autrement, *a fortiori*, pour la reproduction sexuelle des Champignons ; la conjugaison des Rhizopodes semble n'avoir pas un caractère général : elle ne se produit pas au même stade du développement, ainsi que le prouvent les observations de Schaudinn sur l'*Actinophrys* (2) ; de plus, elle n'a pas lieu suivant un mode identique. Chez les Champignons, au contraire, *le phénomène n'a présenté jusqu'ici aucune exception ; il se fait de la même manière pour toutes les espèces, à un stade déterminé du développement.*

Telles sont les considérations que nous avons cru devoir

(1) Wilson : The Cell in developp. and inheritance, 2e édition, 1900.

(2) Schaudinn : Ueber die Copulation von Actinophrys (*Sitz. Berich-Akad. Wiss.*, Berlin, 1896).

présenter au congrès international de Botanique ; nous ne voudrions pas cependant chercher à faire croire que la discussion est close : la reproduction sexuelle des Champignons a été pendant un demi-siècle l'objet d'ardentes controverses entre des savants comme de Bary, Van Tieghem, Brefeld ; elles ont laissé des traces profondes : la liquidation demandera encore quelque temps, avant d'être complète.

C'est ainsi qu'Harper vient de faire paraître un mémoire sur la reproduction sexuelle du *Pyronema confluens*, dans lequel il essaie de remettre en question la sexualité des Ascomycètes, telle que nous la comprenons (1).

Une première fois ce savant avait signalé l'existence d'une perforation entre l'anthéridie et l'oogone du *Sphærotheca Castagnei* et décrit la fusion du noyau anthéridien avec le noyau de l'oogone ; on se serait trouvé ainsi en présence de deux fusions nucléaires successives, l'une s'effectuant au début du périthèce et l'autre à l'origine de l'asque.

Nous avons repris l'étude du *Sphærotheca Castagnei* et fourni une preuve indiscutable de l'absence d'une première fusion nucléaire au début du périthèce dans cette espèce (1).

La diversion tentée par Harper ne trómpera personne. Dans son nouveau travail, Harper décrit des fusions nucléaires dans l'appareil en rosette qui existe au début du périthèce chez le *Pyronema confluens* ; les organes décrits par Tulasne, de Bary, Kilmann, seraient réellement des anthéridies et des oogones. Chaque oogone est surmonté d'un trichogyne : celui-ci s'isole de l'oogone par une cloison basilaire, et ses noyaux se désagrègent ; le trichogyne

( ) Harper : Sexual Reproduction in Pyronema confluens and the Morphology of the Ascocarp (*Annales of Botany*, vol. XIV, n° LV, 1900).

(2) P.-A. Dangeard : Second mémoire sur la reproduction sexuelle des Ascomycètes (*Le Botaniste*, 5e série, 1896-1897).

se met ensuite en communication directe avec l'anthéridie; les nombreux noyaux mâles traversent le trichogyne après disparition de la cloison basilaire, et vont s'unir par paires aux noyaux de l'oogone. Ce dernier organe, qui se trouve ainsi avoir la valeur d'une sorte d'œuf composé, fournit des ramifications qui se terminent par des asques.

On peut s'étonner de rencontrer ici des phénomènes de fusions nucléaires si aberrants; l'erreur commise une première fois par Harper chez le *Sphærotheca Castagnei*, justifie toutes les réserves; il faut donc attendre de nouvelles recherches avant de se prononcer définitivement.

En admettant que les faits décrits chez le *Pyronema* soient exacts, nos conclusions restent entières, ainsi qu'on pourra le constater en consultant l'étude critique que nous avons consacrée récemment à la reproduction sexuelle des champignons supérieurs (1).

(1) P.-A. Dangeard : La reproduction sexuelle des Champignons (*Le Botaniste*, 3e série, mai 1900, p. 128-130).

NOTE SUR LA STRUCTURE
DU SPORANGE

CHEZ LE

« CYSTOPUS TRAGOPOGONIS » PERSOON

Par P.-A. DANGEARD

Nous désirons appeler l'attention des histologistes sur une particularité de structure que nous avons rencontrée, il y a déjà longtemps, dans les sporanges du *Cystopus Tragopogonis* Persoon.

Cette espèce se développe abondamment sur les Salsifis dans les jardins ; les feuilles sont souvent presque entièrement envahies par le parasite ; on la rencontre également sur d'autres Composées (1).

Nous nous bornerons à faire remarquer que les conidies se forment en chapelets sur des stromas plus ou moins étendus : les uns sont superficiels et leur étude ne nous a rien montré de particulier : les autres sont situés à l'intérieur même de la feuille dans les lacunes : c'est là que nous avons observé une disposition curieuse des noyaux à l'intérieur des conidies.

Les noyaux dans les chapelets de conidies placés à la

(1) A. Fischer : Die Pilze (*Rabenhorst's Kryptogamen-Flora*, IV *Abtheilung*, 1892, p. 421).

surface des feuilles ont la structure ordinaire : au début, à la base du conidiophore, le protoplasma est très vacuolaire : les noyaux situés sous la membrane sont sphériques ; ils contiennent un gros nucléole entouré d'un nucléoplasme peu chromatique et presque homogène (fig. 1, B) ; lorsque ces conidies se détachent, leur protoplasma est très finement granuleux et dépourvu de

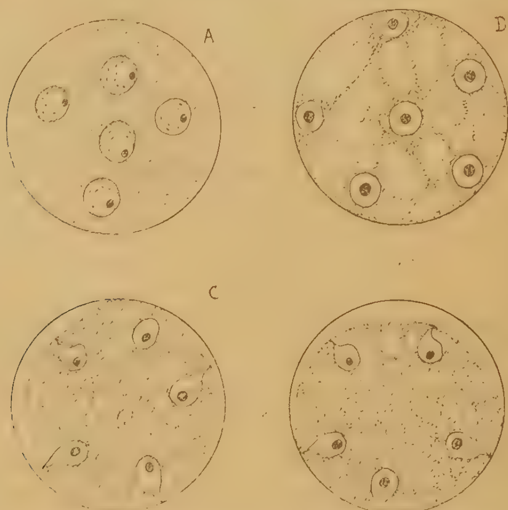


Fig. 1. — Structure des conidies ou sporanges du *Cystopus Tragopon's.*

vacuoles (fig. 1, A) ; les noyaux ont alors un nucléole très petit et le nucléoplasme renferme des granulations chromatiques.

A l'intérieur de la feuille, on rencontre des conidies avec des noyaux pyriformes ; il existe un petit pédicelle qui se termine à la surface de l'ectoplasme par une sorte de bouton (fig. 1, C, D) ; ces noyaux ont un nucléole de moyenne grosseur qui est situé à l'opposé du pédicelle : le nucléoplasme incolore montre parfois quelques granulations chromatiques ; tous les noyaux d'une conidie

sont ainsi rattachés à l'ectoplasme par leur pédicelle.

Cette disposition m'a paru intéressante à signaler ; il est évident que cette relation des noyaux avec l'ectoplasme est trop générale pour être dépourvue de signification.

Chez les Ascomycètes, Harper a signalé quelque chose d'analogue (1) ; au moment de la formation des spores dans l'asque, les noyaux deviennent pyriformes ; leur pédicelle est terminé par une centrosphère de laquelle rayonnent des filaments de kinoplasme : ce kinoplasme aurait pour rôle de délimiter les spores et de former leur membrane. La ressemblance de ces noyaux avec ceux des conidies de *Cystopus* est frappante : mais on ne saurait cependant, sans plus ample informé, attribuer à ces derniers le même rôle : les conidies sont en réalité, il est vrai, des sporanges qui donnent naissance à des zoospores ; mais nous n'avons aucun renseignement qui puisse nous permettre d'établir une relation entre la position et la forme de ces noyaux et la délimitation des zoospores

Une autre comparaison vient à l'esprit : Strasburger a montré que, dans les grosses zoospores sphériques des *Vaucheria*, tous les noyaux sont superficiels ; chacun d'eux est pyriforme ; le pédicelle nucléaire touche à l'ectoplasme et il donne insertion à deux flagellums (2) ; ces grosses sphères correspondent en réalité à un sporange dont les zoospores uninucléées sont restées réunies ; à ce point de vue, elles sont comparables aux conidies des *Cystopus* qui représentent aussi des sporanges.

Il est donc probable que la disposition particulière des noyaux que nous avons observée dans les conidies des *Cystopus* est en rapport, comme chez les Vaucheries, avec la formation des flagellums des zoospores.

(1) Harper : Cytologische Studien (*Jarhb. f. wiss. Bot.*, *Bd.* XXX, 1897).
(2) Strasburger : Ueber Reduktiontheilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich. Iéna, 1900, pl. IV, fig. 196.

LE "CHYTRIDIUM TRANSVERSUM" A. BRAUN

Par P. A. DANGEARD

I

Cette espèce a été rencontrée sur le *Chlamydomonas pulvisculus* et sur le *Gonium pectorale* ; elle est remarquable par l'aspect de son sporange qui, sphérique au début, devient ensuite plus large que haut et prend la forme d'un croissant ; les papilles destinées à la sortie des zoospores sont placées à chaque extrémité du croissant. Les zoospores et les kystes de cette espèce n'ont jamais été rencontrés jusqu'ici ; on n'a pas vu davantage le mycelium nourricier (1) ; c'est ce qui nous a engagé à compléter cette description.

Nous avons obtenu cette Chytridinée en grande abondance dans des cultures de *Chlamydomonas Dilli* Dang. (2) ; tout en étudiant l'algue en question, nous prenions des notes sur la structure et le développement du parasite.

Les jeunes sporanges sont fixés directement sur l'algue et, sans réactif, il est impossible d'apercevoir le filament nourricier ; on voit simplement le contenu du *Chlamydomonas* perdre peu à peu sa couleur verte ; bientôt il ne reste plus qu'une masse amorphe de couleur rougeâtre ;

(1) A. Fischer : Die Pilze (*Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, IV *Abtheilung*, 1892, p. 103).

(2) P. A. Dangeard : Mémoire sur les Chlamydomonadinées (*Le Botaniste*, 6e série, p. 130).

pendant ce temps, le sporange du parasite a pris sa forme caractéristique ; son protoplasma montre des granules brillants, et finalement les zoospores s'échappent aux deux extrémités du croissant par les papilles de sortie ; ces zoospores sont de forme elliptique et possèdent un flagellum à l'arrière (fig. 1, A, C).

Au moyen des réactifs, on peut mettre en évidence, dès

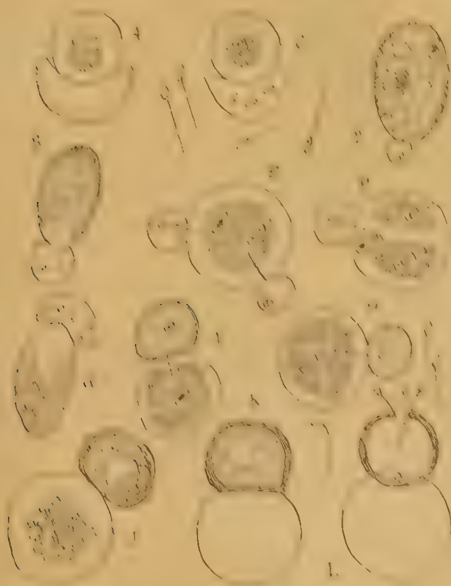


Fig. 1. — Développement et structure du *Chytridium transversum* A. Braun.

le début de la germination des zoospores sur l'algue, un filament nourricier qui pénètre dans la cellule hospitalière; on arrive à le suivre assez loin : il paraît se ramifier, mais nous ne saurions cependant l'affirmer (fig. 1, D, F).

A l'intérieur du jeune sporange, on ne trouve d'abord qu'un noyau situé à côté d'une vacuole dans un cytoplasme homogène : ce noyau est nucléolé et très petit ; plus tard, le nombre des éléments nucléaires augmente pour devenir

égal à celui des zoospores au moment de la sporulation.

Nous avons rencontré, à côté des sporanges, un grand nombre de kystes ; on les distingue de bonne heure des sporanges, parce qu'ils restent sphériques et que leur noyau ne se divise pas (fig. 1, H, I) ; leur membrane s'épaissit, tout en restant lisse : le cytoplasme renferme des sphérules oléagineuses de grosseur différente, qui s'unissent plus tard en un ou plusieurs gros globules ; la membrane du kyste, devenue épaisse, est de couleur jaune ; la safranine la colore en rouge ; l'endospore est mince et incolore (fig. 1, J, K).

Ces kystes germent en donnant des zoospores semblables à celles du sporange (fig. 1, K, L) ; la papille de sortie est opposée à l'endroit d'insertion du filament radiculaire. Le noyau unique du kyste ne se divise que pour la germination.

L'étude histologique de cette Chytridinée semble ne laisser aucun doute sur la nature asexuelle des kystes, puisque ces derniers ne renferment qu'un noyau jusqu'à leur complet développement.

LE

"RHIZOPHAGUS POPULINUS" DANGEARD

Pl. VIII-IX

Nous avons décrit, dans la 5e série du *Botaniste* (1), une maladie des peupliers que l'administration des forêts avait signalée à notre attention, en nous priant d'en faire l'étude.

Il résultait de nos premières constatations que cette maladie était due à un champignon de la famille des Chytridinées ; ce parasite attaque les jeunes radicelles, entrave leur nutrition et amène leur destruction ; la note préliminaire que nous avons publiée devait être suivie d'un mémoire plus complet, dans lequel nous aurions suivi en détail l'action du parasite, son développement et son aire d'extension ; mais l'appui du ministère de l'agriculture, sur lequel nous comptions un peu pour mener à bonne fin ce projet, nous ayant fait défaut, nous n'avons pas poussé plus loin nos investigations, d'autant plus qu'elles auraient exigé d'assez longs déplacements.

Nous nous bornerons aujourd'hui à figurer les principaux stades du *Rhizophagus populinus*, tels que nous les avons observés il y a quelques années.

(1) P.-A. Dangeard : Une maladie du peuplier dans l'ouest de la France (*Le Botaniste*, 5e série, p. 38-43).

Les racines des peupliers malades ont très peu de chevelu : les jeunes radicelles sont rares : il en résulte que la nutrition se fait d'une manière incomplète ; si l'on cherche la cause de cette pénurie des racines, on s'aperçoit bien vite de la présence d'un parasite ; peu après leur naissance, l'écorce des radicelles est envahie par un mycélium non cloisonné qui habite l'intérieur même des cellules jeunes (Pl. VIII, A) ; ce champignon est arrêté par l'endoderme ; on ne le rencontre pas dans le cylindre central ; mais ses ravages dans l'écorce sont considérables. Les tubes mycéliens, intracellulaires, possèdent de distance en distance un pinceau de ramuscules qui enserrent le protoplasma et le noyau de chaque cellule ; l'ensemble forme une sorte de pelote dont la signification échappe tout d'abord ; ces organes peuvent être comparés aux suçoirs des Péronosporées, et en particulier du *Peronospora calotheca ;* mais la ramification est plus abondante et les ramuscules beaucoup plus fins (Pl. IX, A, B). On ne connaissait pas encore jusqu'ici chez les Chytridinées des organes spéciaux ainsi différenciés en suçoirs sur le mycélium ordinaire ; c'est là une spécialisation de fonctions qui, à elle seule, suffirait à justifier la création du genre. Le *Polyphagus Euglenæ* envoie, il est vrai, à l'intérieur des Euglènes qu'il détruit, un mycélium ramifié en branches très fines ; mais ces ramifications continuent directement les rameaux du thalle ; dans le *Rhizophagus populinus*, les suçoirs représentent un organe particulier, et c'est ce qui constitue son intérêt.

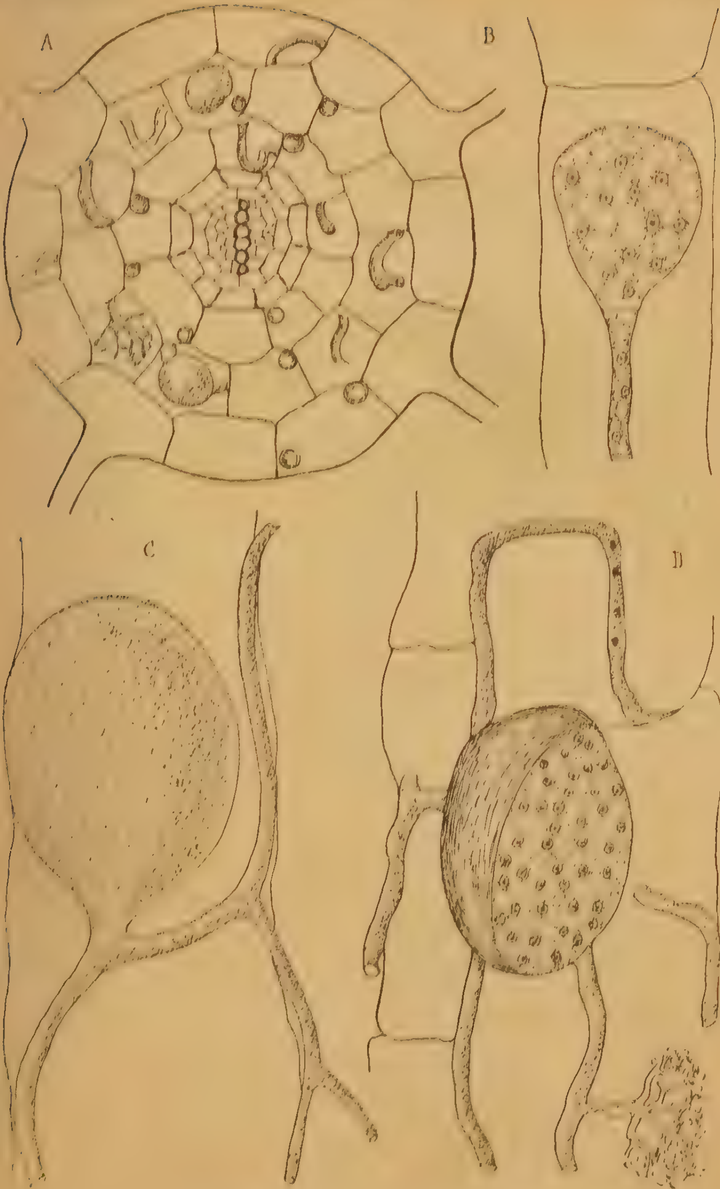
Le parasite des racines du peuplier est donc admirablement organisé pour l'attaque ; il utilise à son profit non seulement les produits de la nutrition amenés à l'intérieur de l'écorce par les poils absorbants ; mais il digère complètement le contenu même des cellules corticales ; il empêche ainsi les racines de remplir leurs fonctions et même il fait disparaître la plus grande partie du chevelu.

Nous savons que partout où se développent les représentants de la famille des Chytridinées, ils occasionnent des épidémies redoutables ; la maladie du peuplier ne fait pas exception, et il ne faut pas chercher d'autre cause, selon nous, aux symptômes que présentent les arbres contaminés : si la destruction apparente débute par le haut des tiges, c'est uniquement parce que la sève fournie par les racines est insuffisante à assurer la nutrition normale ; ce sont les parties les plus basses de l'arbre qui utilisent la portion d'aliment qui n'a pas été interceptée par le parasite ; le sommet de l'arbre ne recevant rien meurt graduellement.

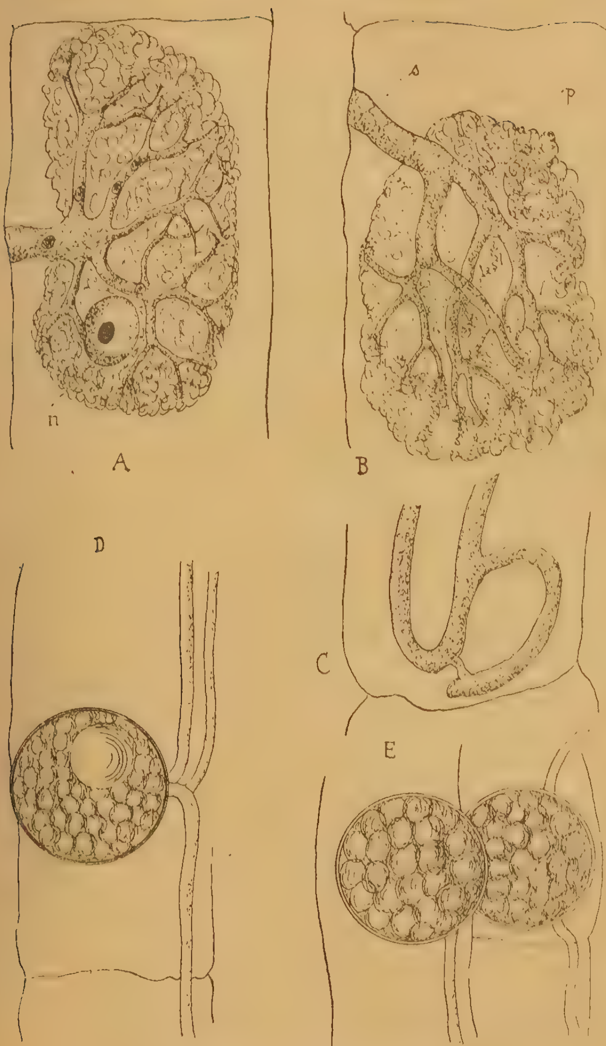
Sur les sections longitudinales des racines, on peut suivre le trajet des filaments mycéliens ; ils se ramifient et rampent à l'intérieur des cellules, le long des parois ; ils ont pour origine une ampoule plus ou moins grosse qui représente un sporange (Pl. VIII, B, C, D). Le protoplasma des sporanges est dense ; il renferme de nombreux noyaux, souvent plusieurs centaines ; dans les sporanges jeunes, on en trouve beaucoup moins ; les filaments mycéliens ne sont pas cloisonnés ; ils contiennent, dispersés à leur intérieur, des noyaux semblables à ceux des sporanges (Pl. VIII, B) ; nous n'avons pas réussi à suivre la formation des zoospores.

Les kystes du *Rhizophagus populinus* sont sphériques ; leur contenu est oléagineux (P. IX, E) ; certains même renferment une grosse goutte d'huile (Pl. IX, D).

Cette description permet d'affirmer que le *Rhizophagus populinus* appartient à la famille des Chytridinées.



Le *Rhizophagus populinus* Dangeard.



Le *Rhizophagus populinus* Dangeard.

PUBLICATIONS REÇUES PAR LE " BOTANISTE "

DEPUIS SA FONDATION

Nous avons pensé qu'il n'était pas sans intérêt pour nos lecteurs de donner une liste des publications que nous avons reçues depuis la fondation de notre journal.

L'ensemble de ces travaux venus de tous les pays présente une physionomie spéciale ; beaucoup ont un rapport direct ou indirect avec nos propres recherches ; ainsi, les notes de systématique pure y sont assez rares ; par contre, on y trouve un grand nombre de mémoires sur la biologie générale et le développement ; les notes sur les Champignons, les Algues et les Protozoaires sont nombreuses, les brochures d'anatomie y tiennent une place importante à côté d'observations sur la pathologie végétale.

D'autres constatations sur le mouvement scientifique et la direction des études de Botanique dans les divers pays peuvent être également faites ; elles ne sauraient prétendre, il est vrai, ni à une rigueur absolue, ni à un caractère général ; elles constituent cependant des indications dont il serait injuste de ne pas tenir compte.

Le *Botaniste* a rencontré de nombreuses sympathies sur sa route ; cette liste en est une preuve, et on feuilletait un certain nombre des numéros qu'elle contient, on s'apercevrait que les idées que nous avons soutenues ou émises ne sont pas pour la plupart restées stériles, mais,

chose curieuse, beaucoup ont eu le sort de certaines graines qui ne germent jamais au voisinage de l'arbre qui les produit ; il leur faut franchir avec leurs ailes légères de larges espaces avant d'atteindre un terrain propre à leur évolution. Si le *Botaniste* a été pour nous l'agent disséminateur des idées, la bibliothèque constituée par les envois de nos correspondants, supprimant les distances, nous a permis de suivre l'éclosion avec facilité, plaisir et profit.

Ackermann (Dr Karl) : Abhandlungen u. Bericht XXXX des vereins für naturkunde zu Kassel über das vereinsjahr 1894-95, XXXVIII, 1891-92 ; XXXIX,1892-94.

Agost (Kanitz) : Magyarorszag Botanikusaihoz [*Magy-növényt. lapok*, I,1,1877, (Januar) 1878,79 et 1880].

Alberg (Albert) : The result of the vital energy of plants, 1899.

Andersson (O. Fr.) : Bidrag till kannedomen om sveriges chlorophyllophyceer, 1890 [*Bihang till k. sv. vet. akad. Handl.*, Bd. 16 afd III, n. o. 5].

Apathy. (Dr Stephan) : Ueber neurofibrillen und über nervos leitende natur, 1898 (*Extracted from the proceedings of the internat., congress of zoology*].

Arnould (Louis) : Les stances de Racan sur la retraite [Extrait de la « *Quinzaine* » du 1er juillet 1898].

Atkinson (Geo. F.) : Damping off [*Bulletin* 94, may 1895, *Botanical Division*].

— Studies and illustrations Mushrooms [*Bulletin* 138, septembre 1897, *Botanical Division*].

— Leaf curl and plum Pockets. Contribution to the knowledge of the prunicolous Exoasceae of the united states [*Bulletin* 73, septembre 1894, *Botanical Division*].

— Studies on Reduction in Plants [*Botanical Gazette*, vol. XXVIII, no 1, 1899].

— Studies and Illustrations Mushroms [*Bull.* 168, mai 1899].

Audouin (M.-E.) : Olympie et les jeux olympiques [Extrait de la *Revue des cours et conférences*, Poitiers, Oudin, 1896].

Bachmann (Hans) : Mortierella van Tieghemi nov. sp.

— Die Planktonfänge mittels der Pumpe, 1900.

Ballé (Emile) : Description d'une nouvelle campanule découverte aux environs de Vire (Calvados) [Extrait du *Monde des plantes*, 1894].

— Catalogue descriptif des galles observées aux environs de Vire

(Calvados) [Extrait du *Bulletin de la Société des amis des sc. nat. de Rouen*, 2e semestre 1889, Rouen, Lecerf, 1890].

Ballé (E.) : Mycocecidies observées aux environs de Vire [Extrait du *Monde des Plantes*].

Baranetyky (M. J.) : Sur le développement des points végétatifs des tiges chez les monocotylédones [Extrait *Ann. des sc. nat., Botanique*, 8e série, t. III, 1894].

— Recherches sur les faisceaux bicollatéraux.

Bary (de A. und **Woronin**) : Beiträge zur morphologie und physiologie des Pilze [*Abd. der Senck. nat. Gesells*, Bd. XII].

Bary (de A.) : Protomyces microsporus und seine Verwandten [*Botanische Zeitung*, Jahrg. XXXII, Taf. II].

— Acetabularia mediterranea [*Sep. aus der Botanischen Zeitung*, 1877, Jahrg. XXXV, Taf. XIII].

— Zu Pringsheim's, Neuen Beobachtungen uber den Befruchtungsact der Gattungen Achlya und Saprolegnia [*Botanische Zeitung*, 1883, n. 3 u. 4].

Baur (Erwin) : Zur Frage nach der sexualitat der Collemaceen.

Beauvisage (E.-G.-Ch.) ; Les galles utiles, Paris, Doin, 1883.

Beck (Dr Günther Ritter von) : Flora des Stewart-atolls im stillen Ocean [*Am. des k.k. naturhistorischen Hofmüseums sep.-abd.* Bd. III, 1888].

— Versuch einer Neuen classification der Fruchte [*Verh. d. k.k. zoolog. bot. Gesellsch, in Wien*, Jahrg. 1891].

Beijerinck. Voir : Errera : note additionnelle à « L'optimum ».

Belaïeff (W.) : Sur la fécondation des conifères, 1899.

— Sur la division des noyaux et des cellules chez l'Œdogonisum [Note de Mitzkewitsch].

— Ueber die centrosome in den spermatogenen Zellen [*Berich. der Deutschs Botan. Gesells.* Jahrg. 1899, Bd. XVII, Helt 6].

— Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Phanerogamen und den Cryptogamen im Lichte der neuesten Forschungen [« *Biologischen Centralblatt* » Bd. 18, n. 6, 1898].

— Ueber die Reductionstheilung des Pflanzenkernes [*Berichte der Deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 16, Heft 2].

Belloc (Emile.) : De la végétation lacustre dans les Pyrénées. Congrès de Pau, 1892. Paris, Association française, 1893.

Belzung (E.) :

— Nature des sphérocristaux des Euphorbes cactiformes [Extrait du *Journal de Botanique*, no des 16 juin, 1er et 16 juillet 1893].

— Recherches morphologiques et physiologiques sur l'amidon et les grains de chlorophylle.

— Marche totale des phénomènes amylochlorophylliens [Extrait du *Journal de bot.* 1875].

— Anatomie et Physiologie végétale, Paris, 1900.

Beneden (Edouard van) : M. Guignard et la découverte de la division longitudinale des anses chromatiques [Extrait des *Arch. de Biologie*, t. IX, 1889].

Berlese (A. N.) : Studi citologici sui funghi [Estratto dalla *Rivista di patologia vegetale*, anno VI, fasc. I].

— Intorno allo sviluppo di due nuovi Ipocreacei [Estratto dal *Giornale Malpighia*, vol. V, fasc. VII-IX, 1892].

— Ueber die Befruchtung und Entwickelung der Oosphäre bei den Peronosporeen [*Jahrbücher f. wiss. Botanik*, Bd. XXXI, Heft 2].

— Osservazioni sulla vinificazione con fermenti selezionati.

Berry Haycraft (J.) : The Rôle of sexe. [*Reprinted from « Nat. science »*, vol, VII, n. 43, 44 und 45, septembre, octobre and nov. 1895].

Berthelot (M.) : Notice historique sur Joseph Decaisne, lue dans la séance publique annuelle du 18 décembre 1893 [Paris, J. Rothschild, 1894].

Bessey (Charles E.). Voir : Webber (H. J.) : Report of the Botanik on the Grasses and Forage Plants and the catalogue of Plants.

— The Phylogeny and Taxonomy of Angiosperms [*From the Botanical Gazette*, vol. XXIV].

Bigot (A.) : Note sur la base du silurien moyen dans la Hague. Caen, Le Blanc-Hardel, 1883.

— Voir Corbière (L.) : Etude géologique de la tranchée du chemin de fer entre Sottevast et Martinvast (Manche).

— L'archéen et le cambrien dans le nord du massif breton, et leurs équivalents dans le pays de Galles. Cherbourg, Le Maout, 1890.

— Nouvelles observations sur le silurien de la Hague [*Compte rendu des excursions géologiques faites par la Soc. linnéenne de Normandie les 5 et 7 juillet* 1884. Caen, Le Blanc-Hardel, 1885).

— Quelques mots sur les Tigillites. Caen, Le Blanc-Hardel, 1886.

— Excursions géologiques à travers la Hague. Caen, Le Blanc-Hardel, 1883.

— Sur quelques points de la géologie des environs de Cherbourg. I. Talcites phylladiformes et Stéaschistes noduleux. — II. Le massif du Roule [Extrait des *Mém. de la Soc. nat. des sc. nat. et math. de Cherbourg*, t. XXV, séance du 9 juillet 1886].

— Sur l'existence d'une station préhistorique à la Hougue (Manche) [Extrait des *Mém. de la Soc. nat. des sc. nat. et math. de Cherbourg*, t. XXV, séance du 14 octobre 1886].

Bizot (Paul) : Notice à l'appui des profils géologiques des chemins de fer de Mortagne à Ménil-Mauger et de Mortagne à l'Aigle [*Soc. géologique de Normandie*, Havre, Hustin, 1884].

Blackmann (F.) : The primitive Algae and the Flagellata [Annals of Botany, V, XIV, 1900].

Blas Lazaro e' Ibiza : Contribuciones à la Flora de la Peninsula Iberica.

Bohlin (Knuth) : Ett exempel pas ömsesidig vikariering mellan en fjall-œh en kustform.

— Morphologische Beobachtungen über Nebenblatt und verzweigungs verhältnisse einiger ån dinen Alchemilla arten.

— Die Algen der ersten regnell'schen expedition. I Protococcoideen [*Bihang. t. k. sv. vet. Akad. Handlingar*, Bd. 23, afd. III, nº 7, 1897].

— Myxochaete ett nytt slagte Blaud solvattensalgerna [*Bihang t. k. sv. vet. Akad Handlingar*, Bd. 15, afd III, nº 4, 1890].

— Zur Morphologie und Biologie ein zelliger algen [*Ofver af Kongl. vet. Akad. Förchandlingar*, 1897, nº 9].

— Studier ofver nägra slägten af alggruppen confervales Borzi. *Bihang t. k. sv. vet. Akad. Handlingar*, Bd. 23, afd III, nº 3, 1897].

Bokorny (Th.) : Ueber stärkebildung aus Formaldehyd [*Sonderabdruck aus d. Berichten der Deutschen. Botanischen Gesells.* Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 4).

Bonnafy (Dr) : Le Tokelau et son parasite. Paris, Doin, 1893.

Bonnet (E.) **et Maury** (**P.**) : D'Aïn-Sefra à Djenien-Bou-Resq [Ext. *Journal bot.* 1er et 16 sept. 1888].

Bonnier (Gaston) : La vie et la carrière scientifique de M. Duchartre. [Ext. *Revue scientifique* du 1er déc. 1894].

Borge (O.) : Uber die Rhizoidenbildung bei enigen fadenförmigen Chlorophyceen, Upsala, 1894.

— Ett litet Bidrag till sibiriens chlorophyllophycé-Flora [*Bihang Till k. sv. vet. Akad. Handlingar*, Bd. 17, afd. III, nº 2, 13 maj 1891].

— Botaniska sektionen af Naturvetenskapliga studentsallskapet i Upsala [*Afdrag zur Botaniska notiser*, 1892].

— Chlorophyllophyceer frän norska Finmarken [*Bihang Till. k. sv. vet. Akad. Handlingar*, Bd. 17, afd. III, nº 4, 1892].

Borgesen (F.) : Conspectus algarum novarum aquæ dulcis, quas in insulis Faerœnsibus invenit.

Bornet (Ed.) : Les Nostocacées hétérocystées du Systema algarum de C.-A.-Agardh (1824), et leur synonymie actuelle (1889) [Ext. *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXXVI, séance du 8 mars 1889].

— Notice sur L.-R.-Tulasne. Paris, Gauthier-Villars, 1887.

— Note sur l'Ectocarpus (Pylaiella) fulvescens Thuret [*Revue générale bot.*, t. I, livraison du 15 janvier 1889].

— Note sur une nouvelle espèce de Laminaire (Laminaria Rodriguezii) de la Méditerranée [Ext. *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXXV, séance du 27 juillet 1888].

— Revision des Nostocacés hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France, en collaboration avec Flahaut [Ext. *Ann. sc. nat, VIIe série, Bot.*, t. III, IV, V et VI. Paris, 1886-1888].

— Note sur deux algues de la Méditerranée, Fauchea et Zosterocar-

pus [Ext. *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXXVII, séance 28 mars 1890].

Bornet (Ed.) : Sur quelques plantes vivant dans le Test calcaire des mollusques Ext. *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXXVI] (Congrès bot. à Paris en août 1889).

— Note sur deux nouveaux genres d'algues perforantes [Ext. *Journal bot.*, n° 16 mai 1888].

— Note sur l'Ostracoblabe implexa Bornet et Flahaut [Ext. *Journal bot.*, n° 1er déc. 1891].

— Note sur quelques Ectocarpus [*Bulletin Soc. bot. de France*].

— Notice sur la vie et les travaux de M. Duchartre [Ext. *Comptes rendus séances acad. des sc*, t. CXIX, séance 12 nov. 1894].

— Algues du département de la Haute-Vienne contenues dans l'herbier d'Edouard Lamy de la Chapelle [Ext. *Bulletin Soc. bot. de France*, t. XXXVIII, séance 12 juin 1891].

— Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France [7e série, *Bot.* t. IV., cahier n° 6], (en collaboration avec Flahaut).

— Notice sur M. Charles Naudin [Ext. *Comptes rendus séances acad. des sc.*, t. CXXVIII, séance 27 mars 1899].

Botanical Magazine (The) : Contents nos 126 et 127, 1897, du t. XI ; n° 140 du t. XII, 1898, Tokyo, 1898.

Boudier (M.) : Sur les rapports qui existent entre l'évolution et les divers organes des champignons et ceux des phanérogames [Ext. des *Comptes rendus du Congrès des soc. savantes*, 1898].

Bougon (Dr) : Nature végétale des Euglènes, Paris, Doin, 1894.

Bougrier (L.) : L'Heroïne.

Boulay (l'abbé N.) : Principes généraux de la distribution géographique des mousses [*Thése de botanique*, nov. 1876, à Caen].

— Le terrain houiller du nord de la France et ses végétaux fossiles [*Thèse de géologie*, décembre 1876, à Caen].

Bovier-Lapierre (Emile) : Observations sur la sardine [Ext. *Comptes rendus séances de la Soc. Biologie*, séance 24 déc. 1887].

— Nouvelles observations sur les péridiniens appartenant au genre Polykrikos [Ext. *Comptes rendus séances Soc. Biologie*, 30 juin 1888].

Brand (F.) : Mesogerron, eine neue chlorophyceen-Gattung.

— Ueber einen Neuen Typus der algen chlorophoren.

— Cladophora Studien.

— Ueber drei neue Cladophoraceen aus Bayrischen seen [*Sonderabdruck aus « Hedwigia »*, Bd. XXXIV, 1895].

— Zur algenflora des würmsees [*Souderabdruck aus den Berichten der Deutschen*, Bd. XVI, Heft 8].

— Culturversuche mit zwei Rhizoclonium-Arten [*Separat Abdruck aus « Bot. Centralblatt »*, Bd. LXXIV, 1898].

— Cladophora Studien [*« Bot. Centralblatt »*, Bd. LXXIX, 1899].

Brick (C.) : Beitrag zur Kenntniss und Unterscheidung einiger

Rothölzer [*Jahrb. der Hamburgischen wiss. Anstalten*, VI].

Brongniart (Ch.) : Rapport sur une note de M. Max Cornu, présentée à l'académie des sc. le 18 sept. 1882, relative à l'action des huiles lourdes de goudron sur les vignes [Ext. nº 2 *Annales*, 1882].

— Le criquet Pèlerin, Acridium peregrinum Oliv.; ses métamorphoses, son parasite cryptogame [*Le Naturaliste*. Ext. nº 15 sept. 1891].

— Observations nouvelles sur les épidémies sévissant sur les insectes. Diptères (Scatophaga) tués par un champignon (Entomophthora) [*Ass. française pour l'avancement des sc.* — Congrès de Montpellier, 1879].

— De curieux reptiles [*Magasin pittoresque*, 2e série, t. VI, 1888].

— Observations sur la manière dont les mantes construisent leurs oothèques ; sur l'éclosion et la première mue des larves [Ext. *Ann. Soc. entomologique de France*, séance 13 juillet 1881].

— Les insectes fossiles des terrains primaires [Ext. *Bulletin Soc. des amis sc. nat. de Rouen*, année 1885, 1er semestre].

— Le Pteronarcys regalis Newm [*Bulletin bibliothèque Soc. entomologique de France*, communication faite à la séance 14 janvier 1885].

— Le monument du centenaire de la Révolution à Villebois [*Magasin pittoresque*, 30 nov. 1890].

— Insecte fossile de Commentry [Ext. *Bulletin Soc. géol. de France*, 3e série, t. II, 18 déc. 1882].

— Dictyoneura Goldenbergi [*Soc. entomologique de France*, communication faite en 1884, nº 23, p. 225].

— Note complémentaire sur le Titanophasma Fayoli et sur les Protophasma Dumasii et Woodwardii [Ext. *Bulletin Soc. entomologique de France*, séance 21 janvier 1883].

— Note sur une épidémie causée sur des diptères du genre Syrphus par un champignon (Entomophthora) [Ext. *Comptes rendus Soc. entomologique de Belgique*, séance 1er mars 1879].

— Excursion dans l'Atlas [*Association française pour l'avancement des sc.* — Congrès d'Alger 1871, séance 21 avril 1881].

— Célébration du centenaire de M. Chevreul, 31 août 1786-31 août 1886, Rouen, Lecerf, 1886.

— The Fossil insects of the primary group of rocks : A rapid survey of the entomological Fauna of the Palaeozoic systems. Salford, Chapel Street, 1885.

— Une espèce nouvelle de Locustide du genre Megalodon [*Le Naturaliste*. Ext. nº 15 déc. 1890].

— Note sur quelques insectes fossiles du terrain houiller qui présentent au prothorax des appendices aliformes [Ext. *Soc. philomatique de Paris*, 8e série, t. II, nº 3, p. 154, séance 14 déc. 1889].

Brongniart (Ch.) : Pleuracanthus Gaudryi de Commentry. [Ext. *Bulletin Soc. géol. de France*, 3e série, t. XVI, 7 mai 1888].

— *Insectes. — Coup d'œil rapide sur la faune entomologique des ter-*

raux paléozoïques. [Ext. de l'*Annuaire géol. universel*, t. V, 1888].

Brongniart (Ch.) : Les criquets en Algérie [22 juin 1891].

— Les Grégarimiens [*Bulletin Soc. de la jeunesse*, séance 18 décembre 1880].

— Champignon observé sur un insecte; du rôle des champignons dans la nature [*Association française pour l'av. des sc.* Congrès d'Alger, 1881, séance 15 avril 1881].

— Phyllium siccifolium [*Bulletin entomologique*, séance 11 mai 1887, p. LXXXV].

— Notice sur quelques poissons des lignites de Ménat. Caen, Le Blanc-Hardel, 1880.

— Les Monotrêmes [*Magasin pittoresque*, 1887, 2e série, t. V].

— L'Abaca ou Musa textilis [*Magasin pittoresque*, 1887, 2e série, t. V].

— La reproduction chez les cryptogames. Les algues. [*Revue des cours sc.* 14 novembre 1868].

— Les Hyménoptères fossiles [Annexe au « Species des Hyménoptères d'Europe », 1re fle [1er janvier 1881].

— Observations sur la clepsine [*Soc. d'Études sc. de Paris*, 1880].

— Fonctions de l'organe pectiniforme des scorpions (28 décembre 1891). Paris, Gauthier Villars [*Comptes rendus séances de l'acad. des sc.*].

— Les Blattes de l'époque houillère (4 février 1889), Paris, Gauthier-Villars [*Comptes rendus séances de l'acad. des sc.* 150-37].

— Le cryptogame des criquets pèlerins (séance 15 juin 1891), Paris, Gauthier-Villars. *Comptes rendus séances de l'acad. des sc.*

Brunotte (Camille) : Sur quelques fleurs de Monocotylédones liliiflores (Feuille des jeunes naturalistes. *Revue mensuelle d'hist. nat.* 1er septembre 1892, no 263, 3e série).

Bucholtz (F.) : Bemerkung zur systematischen stellung der Gattung Meliola [*Bulletin de l'herbier Boissier*, vol. V, no 7, 1897].

— Zur Entwickelungs geschichte der Tuberaceen [*Berich. d. deutsch. bot. Gesells.* XV, Heft 4, 1897].

Buscalioni (Luigi) : Un nuovo reattivo per l'istologia vegetale [Estratto del *Giornale Malpighia*, anno XII, vol. XII. Roma, novembre 1898].

— Il nuovo microtomo « Buscalioni Becker » [Estratto d. *Malpighia*, anno XII, vol. XII, 1898].

Busgen (M.) : Die Entwicklung der Phycomyceten sporangien [*Separat abdruch aus Pringsheim's. Jahrb. fur wiss. bot.* Bd. XIII, Heft 2, Berlin, 1882].

Busquet (P.) Voir Kunstler : Observations sur la structure des Bactériacées, etc.

Bütschli (O.) : Ueber den Bau der Bacterien und verwandter organismen. Leipzig, 1890.

Cadwell (Otis W.) : On the Life history of Lemna minor. Contribu-

tions from the hull Botanical Laboratory, XII [*Reprinted from the Bot. Gazette*, vol. XXVII, nº 1, janvier 1899].

Campbell (H. D.) : Studies on the Flower and Embryo of Sparganium [*Reprinted from Proceedings of the California acad. of sc.* 3d. ser. Bot. vol. I, 1899].

— Notes on the structure of the Embryo-sac in Sparganium and Lysichiton [*Bot Gazette*, vol. XXVII, nº 3, 1899].

— Die Entwickelung des Embryosakes von Peperonia pellucida.

Carnoy (J.-B.) : La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens.

Carleton (M. Alfred) : Cereal Rusts of the United states [*Bulletin* nº 16 *u. s. Dep. of agricult.* 1899].

Carpiaux (Em.). Voir Laurent : Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures.

Cathelineau (Le Dr) : Recherches expérimentales sur le bichlorure de mercure, action toxicologique et physiologique. Paris, Dubuisson, 1892.

Cavara (F.) : Note sur le parasitisme de quelques champignons [Ext. de la *Revue mycologique*, nº 52, 1er octobre 1891].

— Sopra un microorganismo zimogeno della durra(Sorghum Caffrorum P. B.) *Dal Laboratorio crittogamico di Pavia*, 18 mars 1893 [*Journal of mycology*, Washington, f. 199, 1889].

— Intorno alla Morfologia e Biologia di una nuova specie di « Hymenogaster ». [Estratto dagli *Atti del R. Instituto Botanico dell' Universita di Pavia*], (28 nov. 1893, vol. III).

— Ueber einige parasitische Pilze auf dem Getreide [*Sonderabd. aus der « Zeitsch. für Pflanzenkrankheiten »*. Bd. III, Heft I, 1892].

— Il corpo centrale dei Fiori maschili del Buxus [Estratto *dalla Malpighia*, anno VIII, 1894].

— Ulteriore contribuzione alla micologia Lombarda [Estratto dagli *Atti del R. Instituto Botanico dell' Universita di Pavia*, 1º marzo, vol. III, 1894].

— Una malattia dei Limoni (Trichoseptoria Alpei Cav.) [Estratto dagli *Atti del Instituto Botanico dell' Universita di Pavia*, vol. III, 3 nov. 1892].

— Ueber di von Heterodera radici cola (Greef) Müll. Verursachten Wurzelknollen an Tomaten [*Sonderalbd. aus der « Zeitsch f. Pflanzen Krankheiten »*. Bd. V, 2e feuille].

Celakovsky : Don Prioritätz gesetz in der botanischen nomenclatur.

— O fylogenetickém viývoji rostlin jehnédokvétých. [*Amentaceæ.* Tab. IX, 1889].

— O variacich vzrustu a rozvétveni rulika [Atropa Belladonna], 1884. (S. I tabuli).

Celakovsky : Popis nového druhu « Snězeky » Galanthus gracilis n. sp. (S. tabul. IX), [*Prelozeno due 3 dubna*, 1891].
— Die Gymnospermen. Eine morphologisch-phylogenetische studie [*Botanische Jahr.* Bd. XII, Heft 5, 1890].
— Ueber einige Arten der Gattung Teucrium (*Botanische Zeitung*. Bd. XIV, nº 57, Jahrg. IV, 1883].
— Nove doklady sympodiálního složeni kmene révovitých rostlin, 1883.
— Ueber den ahrchenbau der Brasilianischen Grasgattung Streptochaeta Schrader [Streptochaeta picata. Taf. II [*Gesell. der Wiss. mitgetheilt, ann.* 1 jänner, 1889].
— Uber die Bluthenstände der Cariceen [*Gesells. der wiss. mit Tafel* IV, 1889].
— Vergrunungsgeschichte der Eichen von Aquilegia als neuer Beleg zur Foliolartheorie [*Bot. Centralbl.* Bd. X, nº 9, Jahrg. III, 1882].

Certes (A.) : De l'emploi des matières colorantes dans l'étude physiologique et histologique des infusoires vivants [Ext. *Comptes rendus Soc. biologie*, 5 avril 1884].

Chabert (Dr Alfred) : De l'emploi populaire des plantes sauvages en Savoie, tiré à part du *Bulletin de l'herbier Boissier*, vol. III, nos 5 et 6, 1895].

Chauré (Lucien) : Chromolithographie : Œillets remontants à tige de fer [*Le Moniteur d'horticulture*, 13e année, 10 janvier 1889].

Chevallier : Notes sur la flore du Sahara.

Chmielevsky (Vincent) : Matériaux pour servir à la morphologie et physiologie des procès sexuels chez les plantes inférieures, 1890.
— Eine notiz uber das Verhalten der chlorophyllbänder in den zygoten der Spirogyraarten [*Sept. abdruck aus d. Bot. Zeitung*, nº 48, 1890].
— Diagnoses algarum novarum, 1889.

Chodat (R.) : Travaux du laboratoire de botanique [Ext. des *Arch. sc. phys. et nat.* 3e période, t. XXVI et XXVII, novembre 1891, p. 496 et 506 ; janvier 1892, p. 126 et 128].
— Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcoïdées [Ext. *Bull. de l'herbier Boissier*, t. II, nº 9, sept. 1894, 3e série, 1re feuille].
— Sur l'origine des tubes criblés dans les bois [*Ext. des Arch. sc phys. et nat.*, 3e période, t. XXVII, février 1892, p. 229].
— Polygalaceae novae vel parum cognitae [Ext. *Bull. de l'herbier Boissier*, t. IV, nº 4, avril 1896, 3e série, 4e feuille].

Clautrian (G.) : Les Installations botaniques de Java et Ceylan.
— Etude chimique du glycogène chez les champignons et les levures.
— Nature et signification des alcaloïdes végétaux.
— La digestion dans les urnes de Nepenthes.
— Les réserves hydrocarbonées des Thallophytes.

Cohn (Ferdinand) : Nachträge zur naturgeschichte des Protococcus

pluvialis Kützing, vol. XXII, P. II mitz wei steindrucktafeln, LXVI. A and B, 24 marz 1850.

Cohn (F.) : Sitzungen der botanischen section im Jahre 1891, 1892, 1893, 1894.

— Observations sur les Volvocinées, et spécialement sur l'organisation et la propagation du Volvox globator [*Comptes rendus*, t. XLIII, p. 1054-1056, acad. sc. de Paris, 1er décembre 1856].

Festschrift dem geheimen medicinal rath Prof. Dr Goppert zu seinem fünfzigjährigen Doctorjubilaum am. 11 janvier 1875.

Comère (J.) : L'Hydrodiction utriculatum de Roth et l'Hydrodictyon femorale d'Arrondeau [Ext. *Soc. hist. nat. de Toulouse*, 1898-1899].

Conklin (E. G.) : Protoplasmic movement as a factor of differentiation [*Biological Lectures delivered at the marine Biological Laboratory*, 1898].

— Cleavage and differentiation [*Biological Lectures delivered at Wood's Holl*, 1896 et 1897].

— The Relation of nuclei and Cytoplasm in the Intestinal cells of Land Isopods [*Zool. Laboratory of univ. of Pennsylvania*, n° VI].

— Discussion of the Factors of organic Evolution from the Embryological Stand point [*Reprinted July* 10, 1896, *from. proc. amer. philos. soc.* vol. XXXV].

Corbière (M.) : Herborisations aux environs de Cherbourg [Ext. *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 3e série, 8e vol. 1884].

— Coup d'œil sur la végétation dans la Hague [*Compte rendu de l'excursion faite par la Soc. Linnéenne de Normandie*, 5 juillet 1884].

— Note sur le Potamogeton Zizii Mertens et Koch. Caen, Le Blanc-Hardel, 1885.

— Nouvelles herborisations aux environs de Cherbourg et dans le nord du département de la Manche [Ext. *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, 4e série, vol. I, 1887].

— Etude géologique de la tranchée du chemin de fer entre Sottevast et Martinvast (Manche), decouverte d'une nouvelle station de grès de May et de schistes à Trinucleus. Cherbourg, Syffert, 1884.

Cornu (Max.). Voir : Brongniart (Ch.): Observations nouvelles sur les épidémies sévissant sur les insectes.

— Voir Brongniart (Ch).

— Voir Brongniart (Ch.) : Champignon observé sur un insecte ; du rôle des champignons dans la nature.

— Voir Brongniart (Ch.) : Note sur une épidémie causée sur des diptères du genre Syrphus.

— Voir Roze : Sur deux nouveaux types génériques pour les familles des Saprolégniées.

Correns (C.) : G. Mendels Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde.

— Untersuchungen über die Xenien bei Zea Mays.

Correns (C.) : Ueber Levkoyenbastarde.

Costantin (Julien) : Sur quelques maladies du blanc de champignon [*Bull. Soc. bot. de France*, séance 11 mars 1892].

— La nature tropicale, Paris, 1899.

Coulter (J. M.) : The origin of Gymnosperms and the seed Habit [*Bot. Gazette*, vol. XXVI, 1898].

— Origin of the Leafy sporophyte [*Bot. Gazette*, vol. XXVIII, n° 1, 1899].

— Address by... the future of systematic Botany [*The american ass. for the advanc. of sc.* vol. XL, 1891].

Crawley (Howard) : Ad Flagellated Heliozoan.

Currey (Frederick) : Synopsis of the Fructification of the compound Sphaeriae of the Hookerian Herbarium [*Trans. Linn. Soc.* vol. XXII, 1858].

Czapek (F.) : Uber die sogenannten Ligninreactionen des Holzes [*Sep. abd. aus Hoppe-Seylers Zeitschr.*, Bd. 27, Heft I und 2, 1899].

— Zur Lehre von den Wurzelausscheidungen [*Sep. abd. aus den Jahr. f. wiss. Bot.* Bd. 29, Heft 3, 1896].

— Zur Biologie der holzbewohnenden Pilze [*Berichte d. Deuts. Bot. Gesells.* Jahr. 1899, Bd. XVII, Heft 5].

— Originalmittheilung Reizbewegungen bei Thieren und Pflanzen [*Cent. Physiologie, Literatur*, 1899, 8 juli, Bd. XIII, n° 8].

— Ueber die Sauren Eigenschaften der Wurzelausscheidungen [*Berichte d. Deutsch. Bot. Gesells.* Jahr. 1896, Bd. XIV, Heft I].

Danilewsky : Sur la chlorophylle animale.

Darbishire (Otto V.) : Ueber die Apothecienentwickelung der Flechte Physcia pulverulenta (Schreb) myl [*Jahr. f. wiss. Bot.* Bd. 34, Heft 2].

Davidson (F.-R.-S.) : Note sur les Brachiopodes [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. V].

Davin (V.) : Revue de quelques plantes exotiques comestibles, industrielles, médicinales et curieuses. Marseille, Barlatier, 1897.

Davis (Bradley, Moore) : The Fertilization of Batrachospermum [*Ann. of bot.* vol. X, n° 37, march 1896].

— Recent Work on the Life history of the Rhodophyceae [*Bot. Gazette*, april 1899].

— The Spore Mother cell of Anthoceros [*Bot. Gazette*, vol. XXVIII, n° 2, 1899].

— Kerntheilung in der Tetrasporenmutter zelle bei Corallina officinalis L. [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. XVI, Heft 8].

— The Development of the Cystocarp of Champia parvula, Harv [*Bot. Gazette*, vol. XXI, 1896].

— Notes on the Life history of a blue-green motile cell [*From the Bot. Gazette*, vol. n° XIX 1894].

— Euglenopsis : a new Alga-like organisme [*Ann. of Bot.* vol. VIII, n° 32, déc. 1894].

Davis : The fertilization of Albugo candida [*Bot. Gaz.* V. XXIX, 1900].

Dawson (M.) : On the Biology of Poronia punctata.

Deinega (Valerian.) : Der Gegenwartige zustand unserer Kenntnisse über den Zellinhalt der Phycochromaceen [*Bull. de Moscou*, Taf. XII, 1891].

Delesse (M.) : Lithologie du fond des mers [Ext. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 2e série, t. VI].

Delmas (Le Dr Louis) : Etude sur l'influenza, Poitiers, Oudin.

Desdevises (du Dezert) : Le Bassin du Rhin. Rouen, Cagniart, 1887.

Deslongchamps (E.-E.) : Note sur une nouvelle classification de la famille des Terebratulidae, Caen, Le Blanc-Hardel, s. d.

De Toni (J.-B.) : Liste des algues trouvées dans le tube digestif d'un têtard. Lyon, Plan, 1888.

— Notizie sopra due specie del genere Trentepohlia Wart [*Est. dalla « Notarisia »*, anno III, fasc. II, 1888].

— Intorno all'identita del Phyllactidium tropicum con la Hansgirgia Flabelligera De Toni [*Rendiconti della R. accad. dei Lincei*, vol. IV, fasc. 9, 2e semestre, séance 4 nov. 1888].

— Pugillo di alghe Tripolitane [*Rendiconti della R. acca. de Lincei*, vol. IV, fasc. 4, 1er semestre, séance 4 marzo 1888].

— Sur un genre nouveau (Hansgirgia) d'Algues aériennes. [Ext. *Compte rendu*, juillet 1888, Soc. Royale bot. de Belgique, t. XXVII, 2e partie].

— Sopra un curioso Flos aquæ osservato à Parma [Est. dal. *Bull. della Soc. bot. Italiana nel Nuovo Giornale Bot. Ital.* vol. XX, no 2, aprile 1888].

— Manipolo di Alghe Portochesi [Est. dalla « *Notarisia* », anno III, fasc. 10, 1888].

— Notes on Botanical nomenclature (june 1888).

— Litteratura phycologica [*Not. commentarium phycologicum*, anno IV, ottobre 1889, no 15, no 16].

— Intorno ad alcune diatomee rinvenute nel tubo intestinale di una Trygon violocea [Est. dagliatti del *R. Instituto veneto di sc. lettere ed arti*, t. VI, série VI, 1888].

— Index generalis annorum I-III (1886-1888) [*Notarisia commentarium phycologicum*, 1889].

— I. Alcune osservazioni e proposte sulla diatomologia lacustre Italiana. II. Elenco delle diatomee [*Notarisia commentarium phycologicum*, ann. III, Luglio, 1889, no 15].

— Note sur le Chaetomorpha blancheana Mont. *Notarisia Commentarium phycologicum*, ann. IV, Luglio, 1889, no 15].

— Contributo alla conoscenza del Plancton del lago Vetter.

Dill (Ernest-Oscar) : Die Gattung Chlamydomonas und ihre nachsten verwandten. Berlin, 1895.

Ditte (A.) **et Picard**, (M. E.) : Recherches sur la nature et la compo-

sition chimique des eaux potables de Caen [Ext. *Bull. Soc. d'agri cult. et de commerce de Caen*, 1885].

Dixon (G. Samuel) : Tuberculosis.

Dixon (H. H.) : Note on the nuclei of the Endosperm of Fritillaria Imperialis (Plate XXIV) ; on the chromosomes of Lilium Longiflorum (Plate XXIII) [*Read before the Royal Irish ac.* nov. 11, 1895, *and Reprinted from the « Proceedings »* 3rd. vol. III, nº 4, 1896].

— The possible Function of the nucleolus in Heredity [*Ann. of bot.* vol. XIII, 1899].

— Self Parasitism of Cuscuta reflexa [*Repr. from the « Proceedings »* 3rd serie, vol. V, nº 27].

— Gelatine as a fixative (Note) [Trinity college, Dublin].

— Transpiration into a saturated atmosphere [*Read before the Royal Irish acad.* janv. 10, 1898, *and Reprinted from the « Proceedings »* 3rd serie, vol. IV, nº 5].

— On the effects of stimulative and anaesthetic gases on transpiration (Preliminary note) [*Read before the Royal Irish ac.* janv. 10, 1898, *and Reprinted from the « Proceedings »* 3rd ser. vol. IV, nº 5].

— On some minute organisms found in the surface Water of Dublin and Killiney Bays (Plates 26 et 27) [*Read* february 16 ; *Received for publication*, february 21, 1898].

— On the first Mitosis of the spore mother cells of Lilium.

— On the structure of coccospheres and origin of coccoliths (février 1900).

Domingos (Freire) : Mémoire sur la bactériologie, pathogénie, traitement et prophylaxie de la fièvre jaune [*Congrès international d'hyg. et démographie de Madrid*, 1898].

Droog (Émile de) : Contribution à l'étude de la localisation microchimique des alcaloïdes dans la famille des orchidacées [*Institut bot. de Bruxelles*, janvier 1896].

Du Bois Saint Sévrin (Le Dr) : Le Diagnostic bactériologique du paludisme [Ext. des *Arch. de méd. navale et coloniale* 1896].

— Contribution à l'étude des maladies professionnelles. Panaris des pêcheurs et microbe rouge de la sardine [Ext. *Arch. de méd. navale et coloniale*, 1894].

— Note sur le streptothricée parasite (Streptothrix aurea) [Ext. *Arch. de méd. navale et coloniale*, 1895].

Duboscq (Octave) : La glande venimeuse de la scolopendre. Juillet 1894, Thèse, Caen, Lanier, 1894.

Dufour (Jean) : Note sur le Botrytis tenella et son emploi pour la destruction des vers blancs [*Bull. Soc. Vaud. sc. nat.* 28, 106, séance 4 nov. 1891].

— Travaux récents sur les maladies des plantes cultivées [Ext. *Journal Soc. d'agricult. de la Suisse romande*, 1888].

Dufour (J.) : Le ver de la vigne, la cochylis [Ext. de la *Chron. agricole du canton de Vaud*, 1892].

— Le champignon parasite des vers blancs [*Chron. agricole du canton de Vaud*, n° 8, V° année, 10 août 1892].

Dufour (Léon) : Recherches sur le contenu en eau de deux variétés du Psalliota campestris [Ext. *Bull. de la Soc. mycologique de France*, t. V, 2e fasc., p. 24, 1889].

— Les nouveaux procédés de gravure photographique [Ext. *Revue générale de bot.*, t. I, 1889].

Duggar (B. M.) : Studies in the development of the Pollen grain in Symplocarpus foetidus and Peltandra undulata [Ext. *Bot. Gazette*].

— Three important fungous diseases of the sugar Beet [*Bull.* 163, february, 1899, *Bot. division*].

— On a Bacterial disease on the Squash-bug (Anasa tristis de G.), art. XII, vol. IV [*Bull. of the Illinois state Laboratory of nat. history*, 1896].

— Peach Leaf Curl and notes on the shot Hole Effect of Peaches and Plums. [*Bul.* 164, february, 1899, *Bot. division*].

— Some important Pear diseases [*Bull.* 145, february, 1898, *Bot. division*].

Duncan s. Johnson : On the development of the Leaf and sporocarp in Marsilia quadrifolia L. [*Ann. of Bot.*, vol. XII, n° XLVI, june 1898].

Durand (E. J.) : A disease of currant canes [*Bull.* 125, february 1897, *Cornel University agricult. experiment station. Bot. division*].

Eckstein (Karl) : Zur genaueren Kenntnis der Lebensweise von Spilothyrus alceae Esp. (Hesperia malvarum).

Eriksson (Jacob) : Principaux résultats des recherches sur la rouille des céréales exécutées en Suède [Ext. *Revue génér. de bot.* t. X, p. 33, 1898].

— Zu der Getreiderost frage [*Centralbl. f. Bakteriologie, Parasitenkunde & Infektions krankheiten*, II. abteilung V. Bd. 1899, n° 6].

— Étude sur le Puccinia ribis DC. des groseilliers rouges [Ext. *Revue générale. bot.* t. X, p. 497, 1898].

Errera (Léo) : A propos de génération spontanée, II, 1900.

— Georges Clautriau, esquisse biographique.

— L'épiplasme des ascomycètes et le glycogène des végétaux (thèse) Bruxelles, Manceaux, 1882.

— Tous les êtres vivants ont-ils besoin d'oxygène libre ? Note additionnelle à « L'optimum », à propos d'un travail récent de M. Beijerinck. [Ext. *Revue de l'Université de Bruxelles*, t. III, 1897-98, juillet].

— A propos de l'Église et de la science [Ext. *Revue de l'Université de Bruxelles*, t. III, 1897-98, mai].

— Sur le « Pain du ciel » provenant du Diarbékir. Bruxelles, 1893.

Errera (Léo). De grâce, des noms latins! (Ext. *Compte rendu*, séance 11 juillet 1891, *Soc. royale de bot. de Belgique. Bull.*, t. XXX, 2e partie, p. 154-156).

— [illegible] (Causerie à la Soc. belge de microscopie, 28 déc. 1891) (Ext. *Revue de Belgique*, 15 fév. 1892).

— Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire, d'après les expériences de M. le Dr Hunger faites à l'Inst. bot. de Bruxelles, 1899.

— Sommaire du cours d'éléments de botanique. Bruxelles, Lamertin, 1898.

Fairchild (D. G.). Experiments in preventing leaf diseases of nursery stock in western New York (*Reprinted from the Journal of Mycology*, vol. VII, no 3).

— Voir Galloway : Treatment of Black Rot of Grapes.

Famintzin (A.).

— Beitrag zur Symbiose von Algen und Thieren (*Mém. acad. impér. des sc. de St-Pétersbourg*, 7e série, t. XXXV-XXXVIII, nos 4 et 16, 1889 et 1891).

— Eine neue Bacterienform Nevskia ramosa (*Mélanges biologiques tirés du Bull. acad. impér. des sc. de St-Pétersbourg*, t. XIII, no 2, 1891).

Fischer (A.). Die Empfindlichkeit d. Bakterienzelle und das bakteri-cide Serum.

Fischer (Ed.). Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Rostpilze (*Beiträge z. Kryptogamenflora d. Schweiz*, Bd I, Heft 1, 1898).

— Recherches sur les Urédinées suisses, 1898.

— Beitrag zur Kenntniss der Gattung Graphiola (*Bot. Zeit.*, Jahrg. XLI, Taf. VI, 1883).

Fischer (Hugo). Ueber Inulin, sein Verhalten ausserhalb und innerhalb der Pflanze nebst Bemerkungen über den Bau der geschichteten Stärkekörner (*Beiträge z. Biologie der Pflanzen*, von F. Cohn, Bd VIII, erstes Heft).

Fitting (H.). Bau und Entwicklungsgeschichte der Macrosporen von Isoetes und Selaginella (*Bot. Zeit.*, 1900).

Flahault (Ch.). Voir Bornet (Ed.) : Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques.

— Voir Bornet : Révision des Nostocacées hétérocystées.

— Note sur les Nostocacées hétérocystées de la Flore Belge (Ext. *Bull. Soc. royale de bot. de Belgique*, t. XXVI, 2e partie, pages 171-179. Compte rendu des fêtes jubilaires).

— Revue des travaux sur les algues publiés de 1889 au commencement de 1892 (Ext. *Revue générale de bot.*, t. V, 1893).

— Sur le Lithoderma fontanum, algue phéosporée d'eau douce (Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXV, séance 9 nov. 1888).

— Liste des plantes phanérogames qui pourront être récoltées par la Soc. bot. de France. Montpellier, Serre, 1893.

Flahault (Ch.). Récolte et préparation des algues en voyage. Montpellier, Serre et Ricome, 1895.

Fliche (M. P.). Note sur la flore des lignites, des tufs et des tourbes quaternaires ou actuels du nord-est de la France [Ext. *Bull. Soc. géol. de France*, 3e série, t. XXV, p. 959, année 1897].

Forel (Dr Aug.). Communication verbale sur les mœurs des fourmis de l'Amérique tropicale [Ext. *Ann. Soc. entomologique de Belgique*, t. XLI, 1897].

— Polymorphisme et Ergatomorphisme des fourmis [Ext. *Arch. sc. physiques et nat.*, 3e période, t. XXXII, oct. 1894].

— Leçon d'introduction à un aperçu de psychologie au point de vue scientifique et médical. Morges, Trabaud, 1895.

Forti (A.). Contributo alla conoscenza della flora pelagica del lago Vetter.

— Contributo 1° alla conoscenza della florula ficologica veronese.

— Contribuzioni diatomologiche.

— Diatomee rinvenute in due campioni bentonici.

Foucaud (J.). Recherches sur le Trisetum Burnoufii, 1899 [Ext. *Bull. de l'Herbier Boissier*, t. VII].

— Additions à la flore de Corse, 9 mars 1900.

— Trois semaines d'herborisations en Corse. La Rochelle, Martin, 1898.

Fournier (A.). Études géologiques des chemins de fer du Poitou. La Roche-sur-Yon, Servant, 1894.

Francé (R.). Ueber die Organisation von Chlorogonium Ehrb.? 1897.

Fünfstück ([illegible]). Ueber die Permeabilität der Niederschlagmembranen [*Bericht. d. deuts. bot. Gesells.*, 17 sept. 1897].

Fujii. *Spermatozoid of Gingko biloba*.

Gadeau de Kerville (H.). Le jardin des plantes de Rouen [*Le Naturaliste*, n° du 15 février 1898].

— Les vieux arbres de la Normandie (*Étude botanico-historique*), fascicules I, II et III [Ext. *Bull. Soc. des amis des sc. nat. de Rouen*, années 1890, 1892, 1894].

— Faune de la Normandie. I. Mammifères [Ext. *Bull. Soc. des amis des sc. nat. de Rouen*, 2e semestre 1887. Paris, Baillière, 1888].

Galloway (B. T.). Leaf Blight and Powdery Mildew [*The Journal of mycology quart. bull.* march 1890, vol. VI, n° 1].

— The Health of plants in Greenhouses [*Reprint from the yearbook of the U. S. dep. of agri. for 1895*].

— The Pathology of Plants [*Reprinted from experiment station record*, vol. VII, n° 9, 1896].

— Description of a New Knapsack Sprayer [*The Journal of mycology, Division of vegetable Pathology*, vol. VI, n° 11, 1890].

— Experiments in the Treatment of Plant Diseases. Part I. Treatment of Black Rot of Grapes [*The Journal of mycology, Division of vegetable Pathology*, vol. VI, n° 3, 1890].

Gasser (A.) et **Maire** (R.) : sur l'influence du calcaire sur la végétation et sur la valeur de l'analyse calcimétrique des terres [Ext. *Bull. Soc. des sc. de Nancy*].

Gaubert. Voir Brongniart : Fonctions de l'organe pectiniforme des scorpions.

Gentil (M.) : Troisième note au sujet du Rosa Macrantha.

— Nouvelle note au sujet du Rosa Macrantha.

— Quelques mots au sujet du Rosa Macrantha Desp. [Ext. *Bull. Soc. d'agricult., sc. et arts de la Sarthe*, 20 juillet 1898].

— Quatrième note au sujet de Rosa Macrantha.

Gérard (M.) : Note sur un cas de tératologie observé chez le Vanda suavis Lindl. Lyon, Plon, directeur.

— Billbergia Binoti [Ext. *Journal Soc. d'Horticult. pratique du Rhône*, nº 6, 1896].

— La Botanique à Lyon avant la Révolution et l'histoire du jardin botanique municipal de cette ville. I. Les Botanistes Lyonnais antérieurs à la Révolution de 1789 [*Ann. Université de Lyon*, 23 avril 1896].

Gerassimoff (J.-J.) : Ueber ein verfahren Kernlose zellen zu Erhalten zur Physiologie der Zelle [*Bull. Soc. Imperiale des naturalistes de Moscou*, p. 552, 1890].

— Ueber die Kernlosen Zellen bei Einigen Conjugaten [*Laboratorium des bot. Gartens. Moscou*, 5 marz 1892].

— Ueber die Lage, und die Function des Zellkerns.

Giard (Alfred) : Sur un Diptère stratyomide (Beris valata Förster) imitant une Tenthrède (Athalia annulata Fab.) [Ext. *Comptes rendus séances Soc. de Biologie*, 23 janvier 1892].

— Nouvelles recherches sur le champignon parasite du hanneton vulgaire (Isaria densa Link) [Ext. *Soc. de Biologie*, 18 juillet 1891].

— Nouvelles études sur le Lachnidium acridiorum Gd., champignon parasite du criquet pèlerin, 13 juin 1892. Alger, Fontana, 1893].

— Le criquet pèlerin (Schistocerca peregrina Oliv.) et son cryptogame parasite (Lachnididum acridiorium) [Ext. *Soc. Biologie*, 9 janvier 1892].

— Sur un Isaria, parasite du ver blanc [Ext. *Soc. Biologie*, 11 avril 1891].

— Sur la persistance partielle de la symétrie bilatérale chez un turbot (Rhombus maximus) et sur l'hérédité des caractères acquis chez les Pleuronectes [Ext. *Comptes rendus séances Soc. de Biologie*, 16 janvier 1892].

— Sur la distribution géographique du Photodrilus phosphoreus Dugès et la taxonomie des Lombriciens [*Comptes rendus acad. des sc. de Paris*, 7 novembre 1887.

— Sur un Hémiptère hétéroptère (Halticus minutus Reuter) qui ravage les Arachides en Cochinchine [Ext. *Soc. de Biologie*, 30 janvier 1892].

Giard (Alfred) : Sur le champignon parasite des criquets pèlerins (Lachnidium acridiorum Gd.), 7 septembre 1891.
— La chenille de Pygaera bucephala (Botrytis et Isaria) de Codyceps [*Bull. Soc. entomologique de France*, nº 20, 1893].
— La direction des recherches biologiques en France et la conversion de M. Yves Delage [*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, 7 déc. 1895].
— Troisième note sur le genre Margarodes [Ext. *Comptes rendus séances Soc. Biologie*, 10 novembre 1894].
— Sur l'Isaria parasite de Diatraea saccharalis Fab. et sur les maladies de la canne à sucre aux Antilles [Ext. *Comptes rendus séances Soc. de Biologie*, 22 déc. 1894].
— Chronique. — Académie des sciences, séance du 21 septembre 1891.
— Sur l'Isaria (Link) parasite du ver blanc [*Comptes rendus*, 30 déc. 1867].
Giesenhagen (K.) : Ueber die Ampassungsers cheinungen einiger epiphytischer Farne [*Sonderabdr. aus der Festschrift für Schwendener*].
Giglio-Tos (E.) : Un parasita intranucleare nei reni del topo delle Chiaviche.
— Les problèmes de la Vie, Turin, 1900.
Giovanni (E.). Voir Levi-Morenos, Giuseppe Meneghini.
Giraudias (L.) : Note sur Aethionema pyrenaicum (*Flore de France*, II, p. 98).
Gobi (Chr.) : Ueber einen neuen parasitischen Pilz.
— Entvickelungs geschichte des Pythium tenue.
Golenkin (M.) : Ueber die Befruchtung bei Sphaerople aannulin aund über die structur der Zellkerne bei einigen grunen algen.
— Pteromonas alata Cohn [*Ein Beitrag zur Kenntniss einzelliger algen* [Ext. *Bull. Soc. Impér. des naturalistes de Moscou*, nº 2, 1891].
Gomont (Maurice) : Note sur les enveloppes cellulaires dans les Nostocacées filamenteuses [Ext. *Journal de bot.* nº du 1er février 1888].
— Note sur le genre Phormidium Kützing [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIV, session Cryptogamique à Paris, octobre 1887].
— Recherches sur les enveloppes cellulaires des Nostocacées filamenteuses [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXV, séance 23 mars 1888].
Goroschankin (Dr) : Beitrage zur kenntniss der morphologie und systematik der Chlamydomonaden. I, Chlamydomonas Braunii (mihi). II. Chlamydomonas Reinhardi (Dangeard) und seine Verwandten. Moskou, 1891.
Grabendorfer (Joseph) : Beitrage zur Kenntniss der Tange [*Bot. Zeit.* Jahrg. XLIII, Taf. VI, 1885].
Grafen (H.) : Ueber den Bau von Blüthe und Frucht in den Familie der Pandanaceae [*Bot. Zeit.* Jahrg. XXXVI, nº 21, 1878].

Gran (H.-H.) : Algevegetationen i Tonsbergljorden [*Christiania Vidensk — Selskabs Forhandlinger* for 1893, n° 7].

— En norsk form af Ectocarpus tomentosoides Farlow [*Christiania Vidensk — Selskabs Forhandlinger* for 1893, n° 7].

Grancher (J.) : Prophylaxie de la Tuberculose [*Acad. de médecine*, 3 mai 1898, séances 24 et 31 mai, 7, 14 et 21 juin, Paris, Masson, 1898].

Gravis (A.) : Notes de technique micrographique [*Arch. Inst. bot. l'Université de Liège*, 1897, vol. I].

— Anatomie et physiologie des tissus conducteurs chez les plantes vasculaires [Ext. *Mém. Soc. Belge de microscopie*, 6e série, t. XII].

— Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. Bruxelles, Hayez, 1898.

Grégoire : Les cinèses polliniques des Liliacées (*La Cellule*, t. XVI).

Grilli (C.) : Sui Gonidi dei Licheni, Iési, Spinaci, 1893.

Gruvel (A.). Voir Kunstler : Sur quelques formations particulières de la cavité générale des Ophélies.

Guérin (Ch.) : Notes sur quelques particularités de l'histoire naturelle du Gui (Viscum album). Caen, Lanier, 1892 [*Soc. Hollandaise sc. de Harlem*, 20 mai 1893].

Guérin (P.-M.) : Sur le développement du tégument seminal et du péricarpe des graminées, avril 1899.

Guignard (Léon) : Sur l'appareil mucifère des Lamniaires (18 janv. 1892), Paris, Gauthier-Villars [*Comptes rendus séances de l'acad. des sc.* 18143].

— Sur les anthérozoïdes et la double copulation sexuelle chez les végétaux angiospermes [Ext. *Comptes rendus seances de l'acad. sc.*, t. CXXVIII, séance 4 avril 1899].

— Etude sur les phénomènes morphologiques de la fécondation, Paris, 1890.

— Recherches sur la nature et la localisation des principes actifs chez les Capparidées, Tropéolées, Limnanthées, Résédacées et Papayacées [Ext. *Journal Bot.* 1894].

— L'appareil sécréteur des Copaifera [Ext *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXIX, 24 juin 1892].

— L'origine des sphères directrices [Ext. *Journal Bot.* 8e année, 1894].

— Les centres cinétiques chez les végétaux [Ext. *Ann. sc. nat. bot.* 8e série, t. V, 1898].

— Remarques au sujet de la 2e note de M. Fayod sur la structure du protoplasme [Ext. *Comptes rendus séances Soc. Biologie*, 28 janvier 1892).

— Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryogénie des légumineuses. Paris, Masson, 1882 (thèse).

Guignard (Léon) : Sur l'existence des « sphères attractives » dans les cellules végétales, 9 mars 1891.

— Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation (*Comptes rendus*, 9 mars 1891).

— Sur la constitution des noyaux sexuels chez les végétaux (*Bull. Soc. bot. de France,* 1889].

— A Monsieur von Beneden fils, au sujet de ses découvertes sur la division nucléaire [Ext. *Comptes rendus Soc. Biologie*, séance 4 janvier 1889].

Guillermond (M.) : Etude sur le développement et la structure de l'Oïdium lactis.

Haberlandt (G.) : Ueber die Perception des geotropischen Reizes.

Hansgirg (A.) : Ueber die Gattung Phyllactidium (Bor.) [*Separat. aus « Hedwigia »*, 1889, Heft I].

— Neue Beitrage zur Kenntniss der halophilen, der thermophilen und der Berg-algenflora sowie der thermophilen spaltpilzflora Bohmens [*Sep. aus d. œsst. Bot. zeit.* Jahr. 1888, nos 2, 3, 4, 5].

— Algarum aquae dulcis species novae [*Sep. aus d. œsster. bot. zeit.* Jahr. 1886, 1887, nos 4, 5].

— Bemerkungen übereinige von S. Winogradsky neulich aufgestellte Gattungen und Arten von Bakterien [*Bot. Centralbl.* n° 13, 1889].

— Beiträg zur Kenntniss der algengattungen Entocladia Reinke (Entonema Reinsch exp.) Entoderma Lagrh. Reinkia Bzi ? Periplegmatium Ktz und Pilinia Ktz (Acroblaste Reinsch) [*Flora*, nos 14 et 33, 1888].

— Noch einmal über die Phykochromaceen-Schwärmer [*Sep. abd. aus Bot. Cent.* Bd 24, 1885].

— Synopsis generum subgenerumque myxophycearum [Cyanophycearum) hucusque cognitorum cum descriptione generis nov. « Dactylococcopsis » [Estr. dalla « *Notarisia* ». Anno III, fasc. 12, 1888].

— Addenda in synopsis generum subgenerumque myxophycearum (Cyanophycearum) [*Notarisia*, n° 12, 1888].

— Ueber die Gattung Allogonium Ktz [*Sep. abd. aus « Hedwigia »*, Heft I, 1887].

— De spirogyra insigni (Hass.) Ktz. nov. var. fallaci. zygnemate chalybeospermo nov. sp. et z. rhynchonemate, etc [*Sep. abd. aus « Hedwigia »*, Heft 9 u 10, 1888].

— Phytodynamische Untersuchungen [*Sept. abd. aus d. oesterr. bot. zeit.* n° 3, Jahr. 1890].

— Ueber die Süsswasseralgen-Gattungen Trochiscia Ktz (Acanthococcus Lagrh) [*Sep. abd. aus « Hedwigia »*, Heft 5 u 6, 1888].

— Uber neue Süsswasser und Meeres-Algen und Bacterien mit Bemerkungen zur system dieser Phycophyten und über den Einfluss des Lichtes auf die ortsbwegungen des Bacillus Pfefferi nob. [*Aus den*

sitzungsbericht. d. Königl. böhm. Gesells. d. wiss. 10 janv. 1890].

Hansgirg (A.) : Ueber Bacillus muralis Tomaschek, nebst Beiträgen zur Kenntniss der Gallertbildungen einiger Spaltagen [*Bot. Cent.* Bd. 35, nos 2-4, Jahr. IX, 1888].

— Noch emmal über Bacillus muralis Tom. und über einige neue Formen von Grotten-Schizophyten [*Bot. Cent.* no 2, 1889].

— Uber die Gattung Crenacantha Ktz. Periplegmatium Ktz u. Hansgirgia De Toni [*Phycologia generalis*, p. 272, 1843].

— Ueber die Gattung Herposteiron Nag. und Aphanochaete Berth. nebst einer systemat. uebersicht aller bischer bekannten oogamen und anoogamen confervoiden Gattungen [*Flora*, no 14, 1888].

Resultate der von Verfasser in. J. 1888, ausgeführten Durchforschung der Süsswasseralgen und der saprophytischen Bacterien Böhmen [*Aus d. Sitzungberichten d. Königl. böhm. Gesells der wiss.* 8 feber 1889].

— Beiträge zur Kenntniss der Bergalgenflord Böhmens, p. 13 [*Œsterr. bot. zeit.* 37 Jahr. no 1, Jänner 1887, p. 13].

Hans Solereder (Dr) : Über den systematischen wert der Holzstructur bei den Dicotyledonen, München, Druck, 1885.

Hariot (Paul) : Mission scientifique du cap Horn, 1882-1883, t. V. Botanique, Champignons, Algues. Paris, Gauthier-Villars, 1888.

— Notes sur le genre Trentepohlia Martius [Ext. *Journal. Bot.* nos des 1er et 16 nov., 1er et 16 déc. 1889, 1er février, 1er mars, 1er et 16 mai 1890].

— Liste des algues marines rapportées de Yokoka [Ext. *Mém. Soc. nationale des sc. nat. et mathém. de Cherbourg*, t. XXVII, 1891].

— Observations sur les espèces du genre Dictyonema [Ext. *Bull. Soc. mycologique de France*, t. VII, 1re fle, p. 32, 1891].

Harper (R. A.) : Nuclear Phenomena in certain stages in the development of the smuts.

— Ueber das verhalten der Kerne bei der Fruchtentwickelung einiger Ascomyceten [*Sep. abdruck aus d. Jahrb f. wiss.* bot. Bd. 29, Heft 4, 1895].

— Beitrag zur Kenntniss der Kerntheilung und sporenbildung in Ascus [*Sond. aus den Berichte d. deut. Bot. Gesells.* Jahrg. 1895, Bd 13, Heft 10].

— Die Entwickelung des Perithecium bei Sphaerotheca Castagnei [*Sond. aus den Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1895, Bd. 13, Heft 10].

— Kerntheilung und freie Zellbildung im Ascus.

— Cell-Division in Sporangia and Asci.

Hartog (Marcus) : Grundzüge der Vererbungstheorie. Reduktionstheilung und die Funktion des chromatins [*Biologis. Cent.* Bd. 18, nos 23 et 24, 1898].

— On the cytology of the vegetative and reproductive organs of

the Saprolegnieæ [*The transactions of the Royal irish Acad.* vol. XXX, [« *Nat. science* », part. 17, déc. 1895].

Hartog (Marcus) : Nuclear Reduction and the Function of chromatin august 1888].

— The Fundamental Principles of Heredity [« *Nat. science* », vol. XI, nos 68 and 69, oct. and nov. 1897].

— A Monadine parasitic on Saprolegnieæ [*Ann. of Bot.* vol. VI].

— An undescribel Form of Irritability, Printed, Spottiswoode, London.

Harvey-Gibson (R.-J.) : Observations on British marine Algae [*Reprinted from the « Journal of Bot.* » f. april 1892].

— Notes on the histology of Polysiphonia fastigiata (Roth.) Grev. [*Trans. Roy. Ir. acad.* vol. XXVI, p. 491. *Reprinted from the « Journal of Bot.* » for may 1891].

— Preliminary List of the marine Algae of the oban District [*From the Trans. of the Natural History Soc. of Glasgow. Printed*, june 1892].

— On cross and self-Fertilization among Plants [*From Trans. Biol. Soc. L'pool.* vol IV, 1890].

— On the structure and development of the Cystocarps of Catenella opuntia. Grev. [Est. *From the Linnean Soc. Journal Bot.* vol. XVIII, déc. 1890].

— A Revised List of the marine Algae of the L. M. B. C. District [*From Trans. Biol. Soc. L'pool*, vol. V, 1890].

Haug (E.) : Voir Kilian (W.) : Notice explicative de la feuille Digne, etc.

Hauptfleisch (P.) : Astreptonema longispora n. g. n. sp., eine neue Saprolegniacée [*Sond. aus d. Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1895, Bd. 13, Heft 3].

Heckel (E.) : Les végétaux utiles de l'Afrique tropicale. III. Le Malou-Kang ou Ankalaki de la côte occidentale d'Afrique [Ext. *Bull. Soc. géographie de Marseille*].

— Sur les deux variétés de Setarium senegalense, Gmélin à fruit comestible et à fruit amer, au point de vue botanique et chimique [Ext. *Journal pharmacie et de chimie*, 1890].

— Sur l'action du kola à propos des effets de la caféine [Ext. *Bull.-Journal Thérapeutique*, no 30, avril 1890].

— Une nouvelle espèce de l'Afrique tropicale Solanum Duchartrei [*Rev. générale Bot.* t. II, 1890].

— Sur le Dadi-go ou Balanconnfa (Ceratanthera Beaumetzi) [Ext. *Ann. Faculté sc. de Marseille*, t. I].

— Sur la germination des graines d'Araucaria Bidvilli Hooker [*Ann. Faculté sc. Marseille*, flle VI, t. II, 1890].

— Sur le Gaertnera vaginata Poir. et sur les graines considérées comme un vrai café [Ext. *Répert. de pharm.*, avril et mai 1890].

— Sur le mimétisme de Thomisus onustus Walckenaer [*Bull. scient.* t. XXIII, 1891].

Heckel (E.) : Sur le Bunya-Bunya (Araucaria Bidvilli Hook), son utilité et son acclimatation en Algérie et dans nos colonies françaises [*Rev. sc. nat. appliq.* nº 16, 20 août 1891].

Heinricher (E.) : Nachträge zü meiner studie über die Regenerations fähigkeit der Cystopteris-Arten zur Entwickelungs geschichte einiger grüner Halbschmarotzer.

— Ein Fall beschleunigender Wirkung des Lichtes auf die samenkeimnung.

Henneguy (Dr F.) : Formation des spores de la Grégarine du Lombric [*Ann. micrographie*, t. I, 1888].

— Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes.

Hesselman (H.) : Om Mykorrhiza bildningar.

Hérail (J.) : Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones (thèse). Paris, Masson, 1886.

— Organes reproducteurs et formation de l'œuf chez les Phanérogames (concours d'agrégation 1889, sect. sc. nat.).

— Note sur l'anatomie de la tige des Strychnos [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XXXII, séance 27 février 1885].

Heribaud (Frère J.) : Recherches sur les diatomées des calcaires tertiaires de l'Auvergne et sur l'origine de ces terrains [Ext. *Revue sc. dù Bourbonnais et du centre de la France*, février 1897].

Herrera (A. L.) : Protoplasmic currents and vital force [*Reprinted from nat. sc.*, march 1899].

— Artificial formation of à Rudimentary nervous system (Illustrated) [*Reprinted from nat. sc.* vol. XIII, nos 81 and 82, nov. and dec. 1898].

Hirasé : Etudes sur la fécondation et l'embryogénie de Ginko biloba (juin 1898).

Hiratsuka (N.) : Notes on some Melampsorae of Japon. I, II [*Reprinted from the Bot. magaz. Tokyo*, vol. XI et XII, nos 126 et 134, 1897].

Hitchcoch (A. S.) : Native agricultural grasses of Kansas [*Botanical department Bull.* nº 87, avril 1899].

— Flora of Kansas [*Kansas state agricul. college*, june 1898].

Hochreutiner (G.) : Revue de botanique pour l'année 1898 [Ext. *Suisse universitaire*, sept.-oct. 1899].

Hoffmeister (C.) : Zum Nachweise des Zellkerns bei Saccharomyces.

Houlbert (M. C.) : Recherches sur le bois secondaire des Apétales [*Comptes rendus*, 19 avril 1892].

— Etude anatomique du bois secondaire des Apétales à ovaire infère [*Comptes rendus*, 19 avril 1892].

Hirn (Karl E.) : Die Finlandischen Zygnemacéen [*Acta societatis pro Fauna et Flora fennica*, XI, nº 10, 1895].

Hisinger (E.) : Puccinia Malvacearum mont. humentil Finland, 1890 [*Medd. af Soc. pro Fauna et Flora fennica*, 16, 1891].

— Recherches sur les tubercules du Ruppia rostellata et du Zani-

chellia polycarpa provoqués par le Tetramyxa parasitica [*Medd. af Soc. pro Fauna et Flora fennica*, 14, 1887].

Hisinger (E.) : Om Klumproten, 3 octobre 1883.

Huber (Jacques) : Sur l'Aphanochaete repens A. Braun et sa reproduction sexuée [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XLI, session ext. en Suisse, août 1894].

— Contributions à la connaissance des Chaetophorées épiphytes et endophytes et de leurs affinités (thèse). Paris, Masson, 1893.

Humphrey (J.-E.) : Mildews [*Read before the Massachusetts Horticultural Soc. saturday*, january, 26, 1889].

— Departement of vegetable Physiology [*Massachusetts state agricult. Exp. station*. 1891-1892].

— On Monilia fructigena [*From Bot. Gazette*, vol. XVII, nº 3].

— Nucleolen und Centrosomen [*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1894, Bd. 12. Heft. 5].

— The Saprolegniaceae of the United States, with notes on other species [*American Philosophical Sco.* november 18, 1892].

— On the Anatomy and development of Agarum Turneri, Post. et Rupr. [*Proc. Ann. acad.* 22 Issued sept. 1886].

— Notes ou technique, I, II. [*From the Bot. Gazette*, march 1890].

Hunger (Le Dr). Voir Errera : Hérédité d'un caractère acquis chez un champignon pluricellulaire.

Hugo de Vries : Alimentation et sélection.

— Ernahrung und zuchtwahl.

— Othonna crassifolia.

Husnot (E.) : Catalogue des mousses du Calvados, Paris, Savy, 1875.

— Catalogue analytique des Hépatiques du nord-ouest, Paris, Savy, 1881.

Hy (L'abbé) : Sur les caractères généraux de la famille des Characées et leur importance taxonomique [Ext. *Revue de Bot. Bull. Soc. française de bot.*, no de janv. 1890].

— Sur les relations de confraternité scientifique [Ext. *Mém. Soc. nat. d'agricult., sc. et arts d'Angers*].

— Sur la rouille de la chicorée.

— Sur quelques chênes hybrides observés aux environs d'Angers [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XLII, séance 8 novembre 1895].

— Sur les variations de l'Equisetum arvense, à propos d'une forme nouvelle E. Duffortianum [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XLV, séance 22 juillet 1898].

— Sur les lavandes cultivées dans les jardins [Ext. *Revue gén. de bot.*, t. X, 1898].

Ionescu (D. G.) : Le buttage du maïs.

Istvanffi Gigula-Tol (Dr) : A Margitszigeti vizesés novenyzete. Florula algarum aquae thermalis insulae sanctae Margarethae Budae-Pestini [*Magyar novéngtani Lapok*. XV].

Istvanffi Gigula Tol (Dr) : Adatok Romania algaflorajahoz [*Separate Termeszetrajzi Füzetek*, vol. XVII, parte 3-4,1893].

— Ruméliai algak Frivaldszky imre gyüjtéséböl algae nonnullae a Beato E. Frivaldszky in Rumelia lectae [*Separatè e Termeszetrajzi Füzetek*, vol. XIII, parte 2-3,1890].

Ito et Matsumura : Tentamen Florae Lutchnensis.

Janssens et Leblanc Recherches cytologiques sur la cellule de levure (*La Cellule*, XIV).

— Rapprochement entre les cinèses polliniques et les cinèses sexuelles dans les testicules de triton.

Jeffrey (Edward) : The development, structure and affinities of the genus Equisetum.

— The Gametophyte of Botrychium [Read, november 21, 1896].

— The Gametophyte of Botrychium virginianum [*Transs. of Canadian Institute*, vol. V, p. 2, 1896-97].

— The Morphology of the central cylinder in the Angiosperms.

Johnson (S.). Voir Duncan : On the development of the Leaf and sporocarp in Marsilia quadrifolia L.

Johnson (T.) : Pogotrichum Hibernicum sp. n. [Read nov. 16 ; Received for publ. november 18, 1892, publ. march 25, 1893] [*Scient. Proced. of the Royal Dublin Soc.* vol. VIII (n. s.), part. I, no I].

— On the Leaf and sporocarp of Pilularia [*Bot. Gazette*, vol. XXVI, no 1, july 1898].

Johnson (L. N.) : Some new and rare Desmids of the united States I, II [*Bull. of the Torrey Bot. club*, vol. XXII, no 7, july 1895].

— On some species of Micrasterias [*From the Bot. Gazette*, vol. XIX, 1894].

Joly : Report of a discussion on the ascent of water in Trees [*Ann. of Bot.* vol. X, no XL, décembre 1896].

Jost (L.) : Beitrage zur kenntniss der Coleochaeten [*Berich. d. deutsch Bot. Gesellsch.* Jahrg. 1895, Band 13, Heft 9].

Juel (H. O.) : Muciporus und die familie der Tulasnellaceen [*Bih. t. k. sv. vet. akad. Handl.* Bd. 23, afd. III, no 12].

— Die kerntheilungen in den Basidien und die Phylogenie der Basidiomyceten. [*Sep. abd. aus den Jahrb. für wissensch. Bot.* Band 38, Heft 2].

— Stilbum vulgare tode ein Bisher verkannter Basidiomycet [*Bihang t. k. sv. vet. akad. Handl.* Bd. 24, afd. III, no 9, 1898].

— Ueber typische und parthenogenetische Fortpflanzen bei der gattung Antennaria.

Julien (Alexis) : De la coexistence du sternum avec l'épaule et le poumon, Paris, 1894.

Kamienski (F.) : Quelques remarques sur l'histoire de la question du sexe chez les plantes [Extrait du *Monde des plantes*, Le Mans, Monnoyer, 1898].

Karsten (J.) : Die auxosporenbildung der gattungen Cocconeïs, Surirella und Cymatopleura.

Keller (Rob.) : Thomas Huxley (janvier 1896).

Kiaerskou (H.) : Enumeratio Myrtacearum Brasiliensium [*Die nat. Pflanzenfam*, 1892].

Kick (I.) : Recherches pour servir à la Flore cryptogamique des Flandres, Bruxelles, Hayez, 1855.

Kilian (W.) : Notice explicative de la feuille Digne de la carte géologique détaillée de la France, Grenoble, Truc, 1898.

Klebahn (H.) : Kulturversuche mit heteröcischen Rostpilzen [*Zeitsch. für Pflanzen*, IX Bd. 1899].

— Ein Beitrag zur Getreiderostfrage [*Zeitschrift f. Pflanzenkrank.* 8 Bd., 6 Heft].

— Die Befruchtung von Sphaeroplea annulina Ag. [*Festschrift für schwendener*].

— Beiträge zur kenntniss der Auxosporenbildung [*Jahrb. für wiss. Bot.* 29 Bd., Heft 4,1896].

— Neue Untersuchungen und Beobachtungen über die Blasenroste der Kiefern [*Hedwigia*, Heft I, 1890].

— Ueber die Formen und den wirthswechsel der Blasenroste der Kiefern [*Berichte der deuts. Gesell. Jahrg.* Bd., 8, 1890].

— Die Rindenporen [*Zeitsch. f. naturw*, Bd. 17].

— Erster Beitrag zur schmarotzerpilz. Flora Bremens [*Naturwis. ver. Bremen*, XI,1890].

— Ueber wurzelanlagen unter Lenticellen bei Herminiera Elaphroxylon und Solanum Dulcamara [*Flora od. allg. bot. Zeit.* Heft 2, 1891].

— Studien uber zygoten I. Die Keimumg von Closterium und Cosmarium [*Prings. Jahrb. f. wiss. bot.* Bd. 22,Heft. 3].

— Neuere Beobachtungen über einige waldschadlinge aus der Gruppe der Rostpilze [*Forstl. naturw. Zeitsch.* VI, Jahrg. 1897].

Klebs (G.): Zur Physiologie der Fortpflanzung von Vaucheria sessilis [*Verh. d. nat. Gesell. zu Basel*, Bd. X, Heft I].

— Ueber die organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten [*Tübinger untersuchungen*, Bd. II].

— Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle [*Tübinger untersuch.*]

— Ueber die vermehrung von Hydrodictyon utriculatum. Ein Beitrag zur physiologie der Fortpflanzung [*Flora od. allg. bot. Zeit.*, 1890, Heft, 5].

— Einige Bemerkungen über die Arbeit von Went : « Die Entstehung der vacuolen in den Fortpflanzungszellen der Algen » [*Bot. Zeit.* 1890, nº 35].

— Ueber die Bildung der Fortpflanzungszellen bei Hydrodictyon utriculatum Roth [*Bot. Zeit.*, Jahrg. XLIX].

— Flagellatenstudien.

Klein (L.) : Morphologische und biologische studien über die Gattung Volvox [*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. 20, Heft 2].
— Neue Beiträge zur kenntniss der Gattung Volvox [*Berichte d. deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1889, Bd. 7, Heft 1].
— Vergleichende Untersuchungen über morphologie und biologie der Fortpflanzung bei der Gattung Volvox [*Berichte d. naturfors. Gesells. zu Freiburg i B.*, Bd. V, Heft I].
— Ueber den formenkreis der Gattung Volvox und seine abhangigkeit von ausseren Ursachen [*Hedwigia*, 1890, Heft I].
— Ueber einen neuen Typus der sporenbildung bei den endosporen Bacterien [*Berichte d. deuts. bot. Gesells.* Jahrg, 1889, Bd. 7].
— Ein neues Exkursionsmikroskop [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1888, Bd. 6].
— Beiträge zur Technik mikroskopischer Dauerpräparate von Süsswassere Algen II [*Zeits. wiss. mikroskopie und f. mikroskopische Technik*, Bd. 5, 1888].
— Botanische Bakterien Studien I [*Centralbl. f. Bakteriologie und Parasitenk*, 1889, Bd. 6].
— Ueber das zeichnen von wandtafeln mikroskopischer objecte für Demonstrations und Unterrichtszwecke [*Zeits. f. wiss. mikroskopie und f. mikroskopische Technik*, Bd. VI, 1889].

Koch (Alfred) : Uber den verlauf und die Endigungen der Siebröhren in den Blattern [*Bot. Zeit.* Jahrg. XLII, Taf. VI, 1884].

Kofoid (A.C.) : Plankton studies III. On Platydorina a new genus of the family Volvocidæ.
— On the specific identity of Cotylaspis insignis Leidy and Platyaspis Anodontae Osborn.
— A Preliminary account of some of the results of the Plankton Work of the Illinois biological Station.
— Reviews of recent litterature antropology.

Kunstler (M. J.) : Contribution à l'étude de la morphologie des Craspédomonades [*Bull. sc. du Nord*, 1889 et 1898].
— Observations sur la structure des Bactériacées et des organismes voisins [*C. R. Ac. des sc.* 17 septembre 1887].
— Sur quelques formations particulières de la cavité g^le^ des Ophélies [*Arch. d'Anat. microsc.*, t. II, novembre 1898].

Kuntze (Dr Otto) : Einmalige oscillation der Südamerikanischen Anden ohne Katastrophe [*Le Monde des plantes*, 15 juin 1895].
— Enumeration plantarum exoticarum in itinere mundi collectarum, Paris, Klincksieck, 1891.
— Geogenetische Beitrage.

Küster (Ernest) : Ueber einige wichtige Fragen der pathologischen Pflanzenanatomie.
— Bemerkungen über die anatomie der Eichen.

Lachmann et Vidal : Recherches préliminaires sur la climatologie des Alpes dans ses rapports avec la végétation, Grenoble, Allier, 1896.

Lachmann (P.) : Observations sur la bifurcation d'un tronc de Dion édule [Ext. *Bull. Soc. bot. de Lyon*, 1887].

— Structure et croissance de la racine des fougères, origine des radicelles [Ext. *Bull. Soc. bot. de Lyon*, 1887].

Lagerheim (M. G. de) : Revision des Ustilaginées et des Urédinées contenues dans l'herbier de Welwitsch [Ext. *do bol. da Soc. Brot.*, VII, 1889).

— Note sur le Chaetomorpha Blancheana Mont [*Not.*, anno V, luglio 1889, n° 15].

— Sopra alcune alghe d'acqua dolce [Estr. dalla *Not.*, anno III, fasc. 12, 1888].

— Ueber einige neue oder bemerkenswerthe Uredineen [*Hedwigia*, Heft 2, 1889].

— Revision der im Exsiccat « Kryptogamen Bodens von Yack Lemer und Stizenberger » enthaltenen Chytridiaceen, Peronosporeen, Ustilagineen und Uredineen [*Mitth. d. bot. ver.* n° 59, 1889].

— Parasitsvampar frau mellersta Bohuslans skargard [*Botaniska not.* 1884].

— Botaniska Sallskapets i Stockholm för handlingar [*Bot. Not.* Heft 6, 1883].

— Codiolum Polyrhizum n. sp. Ett bidrag till Kännedomen om Slägtet Codiolum a. Br. [*Vetensk. abd. Förhandl.* n° 8, 1885].

— Ueber Phaeothamnion, eine neue Gattung unter den Süsswasseralgen [*K. Sv. vet. Handlingar*, Bd. 9, n° 19, 1884].

— Om Chlorochytrium Cohnii Wright och dess förhallande till närstäende Arter [*Vet. ak. Förhandl.* n° 7, 1884].

— Ueber die Süsswasser Arten der Gattung Chaetomorpha Kütz. [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1887, Heft 5, Bd. V].

— Dritter Beitrag zur Pilzflora von Freiburg [*Mittheil. d. Badisch. bot. ver.* 1889].

— Ein neues Beispiel des vorkommens von chromatophoren bei den Phycochromaceen [*Bot. Gesells.*, Jahrg. 1884, Bd. II, Heft 7].

— Note sur le Mastigocoleus nouveau genre des Algues marines de l'ordre des Phycochromacées [*Not.* anno I, aprile 1886, n° 2].

— Zur Entwickelungsgeschichte des Hydrurus [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1888, Bd. 6, Heft 2].

— Voir De Toni : Note sur le Chaetomorpha Blancheana Mont.

— La « Yugucha » [Est. dalla *Not.* parte sp. della *Rev. Neptunia*, vol. 7, n° 29, 1892].

— Sur un nouveau genre d'Urédinées [*Bull. Acad. Royale de Belgique*, XVIII, n°s 7 et 10].

— Sur un genre nouveau de Chytridiacées, parasite des Urédos-

pores de certaines Urédinées [*Journal de bot.* 2e année, 1888].

Lagerhiem (M. G. de) : Neue Beiträge zur Pilzflora von Freiburg und Umgebung [*Mitt. des Bad. bot. ver.*, nos 55 et 56, 1888].

— Uber Desmidiaceen aus Bengalen [*Bih. till k. sv. vet. ak. Handl.* Bd. 13, afd. III, n° 9].

— Note sur l'Uronema nouveau genre des Algues d'eau douce de l'ordre des Chlorozoosporacées [*Malpighia*, vol. I, fasc. 12].

— Ueber einige algen aus Cuba, Jamai ca und Puerto-Rico [*Bot. Not.*, 1887].

— Contributions algologiques à la Flore de la Suède [*Bot. Not.*, 1886].

— Ueber die Anwendung von Milchsäure bei der Untersuchung von trockenen Algen [*Hedwigia*, Heft 2, 1888].

— Ueber eine neue auf Juncus-Arten wachsende species der Gattung Urocystis [*Bot. Not.*, 1888].

— Kristiche Bemerkungen zu einigen in den letzten Jahren beschriebenen Arten und varietaten von Desmidiaceen [*Ofversigt af Kongl. vet. ak. Forhandl.* n° 8, 1887].

— Eine neue Entorrhiza [*Hedwigia*, Heft 9 u 10, 1888].

— Ueber einige auf Rubus arcticus (L.) vorkommende parasitische Pilze [*Bot. Not.*, 1887].

— Sopra una nuova specie del genere « Pleurocapsa » Thuret. La quale cresce nell'acqua dolce [Est dalla *Notarisia*, anno III, fasc. 10, 1888].

— L'acide lactique, excellent agent pour l'étude des champignons secs [Ext. *Revue mycol.*, n° 42, avril 1889].

— La enfermedad de los pepinos, su causa y su curacion [*Revista ecuatoriana*, t. II, n° 24, décembre 1890].

— Contribuciones à la Flora algologica del Ecuador [*Quito*, 21 marzo, 1890].

— Bertholdia nov. nom. und Dictyocystis nov. gen. [*La Nuova Not.*, 26 octobre 1890].

— Bidrag till sveriges algflora [*Ofversigt af Kongl. vet. akad. Forhandl.* n° 2, 1883].

— Ueber eine neue Peronospora-Art aus schwedisch Lappland [*Afd. ur Bot. Not.* 1888].

— Holopedium Lagerheim und Microcrocis Richter [*La Nuova Not.*, série IV, 1893].

— Notes sur quelques urédinées de l'herbier de Westendorp [Ext. *Compte rendu*, séance 11 avril 1891, *Soc. Royale de bot. de Belgique*, t. XXIX, 2e partie, pp. 125-129].

— Mykologiska Bidrag [*Af. ur bot. Notiser*, 1892].

— Macaroni als fester Nährboden [*Cent. für Bakteriologie und Parasitenk.* XI, Bd. n° 5, 1892].

— Ueber eine neue grasbewohnende Puccinia [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1888, Bd. 6, Heft 3].

Lagerheim (M. G. de) : Mykologisches aus den Schwarzwald [*Mittheil. des Bot. ver.* n° 45, 1888].

— Ueber das Phycoporphyrin, einen conjugatenfarbstoff [*Vid. Selsk. skrifter I. math. nat. kl.* n° 5, 1895].

— Zur Anatomie der zwiebel von Crinum pratense Herb. [*Vid. Selsk. skrifter I math. nat. Klasse*, n° 3, 1894].

— Ueber Dipterocecideen auf Carex-Arten [*Tromso Museums Aarshefter* 16, 1893].

— Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens [Est. dalla *Nuova Not.*, 1894].

— Sobre la multiplicacion agamica por conidios del Protallo de ciertos Helechos [*Ann. univ. central del Ecuador*, série 6, n° 43, 1892].

— Einige neue Acarocecidien und Acarodomatien [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1892, Heft 10, Bd. X].

— Zur Kenntniss des Moschuspilzes, Fusarium aquaeductum, etc. [*Cent. f. Baktériologie und Parasitenkunde*, IX, Bd. n° 20, 1891].

— Ueber einige neue Arten der Gattung Phyllosiphon Kühn [*La Nuova Not.*, série III, 20 luglio, 1892].

— Ueber die Fortpflanzung von Prasiola (Ag.) Menegh [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1892, Heft 7, Bd. X].

— Ueber Uredineen mit variablem Pleomorphismus ; ein Beitrag zur Biologie der Rostpilze [*Tromso Museums Aarshefte* 16, 1893].

— Studien über Arktische Cryptogamen [*Tromso Museums Aarshefter* 17, 1894].

— Monographie der ecuadorianischen Arten der Gattung Brugmensia Pers [*Engler, Bot. Jahrb.* XX Bd., Heft 5].

— Uebersicht der neu erscheinenden Desmidiaceen-Litteratur [*La Nuova Not.*, série II,. guigno-settembre 1891].

— Die schneeflora des Pichincha. Ein Beitrag zur Kenntniss der nivalen algen und Pilze [*Sonderab. aus d. berich. der deuts Bot. Gesells.* Jahrg. 1892, Bd. X, Heft 8].

— Mastigochytrium eine neue Gattung der Chytridiaceen [*Sep. aus Hedwrigia* 1872, Heft 4].

— Chlorophyceen aus Abessinien und Kordofan [*La Nuova Not.*, série IV, 1893].

— Ueber das Sammeln von Süsswasseralgen in den Tropen [*Sep. Zeit. f. wiss. mikros.*, Bd. IX, 1892].

— Notiz über phycochromhaltige Spirochaeten [*Sond. aus d. berich. d. deuts Bot. Gesells.* Jahrg. 1892. G. Bd. X, Heft 7).

— Bacteriologia (Estr. delos *Ann. univ. cent. del Ecuador*, série 7, n° 48. Quito, 1892].

— Puccinia singularis Magnus und P. Baümleri Lagerheim (*Jardin bot.* Quito, den 16 juli 1890].

— Harpochytrium und Achlyella zwei neue Chytridiaceen-Gattungen [*Sep. abd. aus Hedwgia*, 1890, Heft 3].

Lagerheim (M. G. de): Zur Entwickelungsgeschichte einiger Confervaceen [*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1887, Bd. V, Heft 8].
— Studien über die Gattungen Conferva und Microspora [*Flora*, 1889].
— Rhodochytrium nov. gen., eine Uebergangsform von den Protococcaceen zu den Chytridiaceen [*Bot. Zeit.* 1893, Heft 3-4].
— Ueber Aegagropilen [*La Nuova Not.*, série III, 5, luglio, 1892].
— Zur Biologie der Iochroma macrocalyx Benth. [*Sond. aus d. Berich. d. deuts Bot. Gesells.* Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 10].
— Eine neue goldgelbe Brugmansia (B. Aurea Lagerh.) [*Gartenflora zeits. f. Garten, etc.* Jahrg. 42, 1893].
— Notiz über das vorkommen von Dicranochaete reniformis Hieronymus bei Berlin [Quitod. 28 J, an. 1891].
— Zur Kenntniss der Tovariaceen [*Sond aus d. berich. d. deuts. Bot. Gesellss.* Jahrg. 1892, Bd. X, Heft 3].
— Trichophilus neniae Lagerh. n. sp., eine neue epizoische alge [*Sond. aus d. Berich. der deuts. Bot. Gesells.*, Jahrg. 1892, Bd. X, Heft 8].
— The relationship of Puccinia and Phragmidium [*Reprint. f. Journal of mycology.* vol. VI, nº 3].
— Note sur une cyperacée entomophile [Ext. *Journal. bot.*, nº 16 mai, 1893].
— Las Bacterias violadas [*Ann. univ. central del Ecuador*, série V, nº 39, 1891].
— Ubersicht der neu erscheinenden Desmidiaceen-Litteratur. II, III [*la Nuova Not.*, série IV, 2 gennaio 1893].
— Sirobasidium nouveau genre d'Hymenomycètes Heterobasidiées [Ext. *Journal bot.*, nº 16, décembre 1892].
— Dipodascus albidus, eine neue geschlechtliche Hemiascee [*Prings. Jahrbüch. f. wiss. bot.* Bd. 24, Heft 4, 1892].
— Pucciniosira, Chrysopsora, Alveolaria und Trichopsora vier neue Uredineen Gattungen mit tremelloider entwickelung [*Berich. d. deuts. Bot. gesells.*, Jahrg. 1891, Bd. IX, Heft 10].
— Ueber Aecidium Astragali Eriksson [*Botan. Notiser*, 1890].
— Phaeocystis nov. gen., grundadt pa Tetraspora Poucheti Har. [Ext *Comptes rendus Soc. biologie*, séances 16 janv., 1 mai, 11 et 25 juin 18[illegible]].
— Uredineae Herbarii Eliae Fries [*Tromsø Museum*, Aarshefter 17, 1894].

Lalanne (G.). Recherches sur les cristaux minéraux des feuilles du Citrus [Ext. *Revue sc. nat. de l'Ouest*, 1892].
— Recherches sur les caractères anatomiques des feuilles persistantes des Dicotylédones [*Actes Soc. Linn. de Bordeaux*, t. XLIV, 1891].
— Les études de Botanique médicale d'un apprenti barbier au milieu du XVIIIe siècle et Florule médicale du Fronsadais à la même époque. Bordeaux, Durand, 1892.
— Note sur quelques excursions botaniques aux environs de Soulac-sur-Mer [Ext. *Revue sc. nat. de l'Ouest*, 1892].

Laurent (E.) : Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures. Bruxelles, Hayez, 1896.

— Journal horticole, agricole et apicole, 17e année, n° 11, novembre 1892.

Lebreton (A.) : Voir Niel : Champignons nouveaux ou peu connus.

Leclerc du Sablon : Recherches sur la germination des graines oléagineuses [Ext. *Revue générale de Bot.*, t. VIII, p. 191, 1896].

Léger (M.) : Note sur deux nouveaux cas de monstruosité observés les Langoustes (Ann. sc. nat. zool., t. 8, art. n° 1886).

— Observations concernant une anomalie du cerveau d'un Alopias vulpes [Ext. *Bull. Soc. Philomathique de Paris*, séance 11 juin 1887].

— Observations sur une pince monstrueuse d'Astacus fluviatilis [Ext. *Bull. Soc. Philomath. de Paris*, séance 22 janvier 1887].

— Structure et développement de la zygospore du Sporodinia grandis [Ext. *Revue générale, bot.*, t. VII, p. 481, 1895].

Léger (Louis) : Sur les microgamètes des coccidies [Ext. *Soc. Biologie*, 14 juin 1898].

— Recherches sur les Grégarines (thèse). Poitiers, Oudin, 1892.

— L'évolution des Grégarines intestinales des vers marins, 30 janvier 1893 (Comptes rendus séances Acad. sc. 1243). Paris, Gauthier-Villars].

Le Jolis (A. F.) : Quelques remarques sur la nomenclature générique des Algues [Ext. *Mém. Soc. imp. sc. nat. de Cherbourg*, t. IV, 1856].

— Lettre de M. Aug. Le Jolis à M. Malinvaud [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XLII, 1895].

— Liste des mémoires scientifiques.

Lemmermann (E.) : Beiträge zur Kenntniss der Planktonalgen [*Hedwigia*, Bd. 37, 1898, et *Bot. Cent.*, Bd. LXXVI, nos 5-6, XIX Jahrg. 1898].

— Das ofsytoplankton des Zwischenahner meeres.

— Zur Pilz flora der ostfriesischen Inseln.

— Die colonie bildung von Richteriella botryoides.

— Beitrag zur Algenflora von Schlesien [*Abh. d. nat. ver. z. Bremen*, 1897, Bd. 14, Heft 2].

— Ergebnisse einer Reise nach dem Pacific (H. Schauinsland, 1896-97) [*Abh. nat. ver. Bremen*, Bd. 16, Heft 2].

— Zur Kenntniss der Algenflora des Saaler Boddens.

— Algenflora eines Moortumpels bei Plön.

Le Monnier : Le néflier de Bronvaux.

Lenfant (C.) : Le genre Delphinium [*Arch. Institut bot. univ. de Liége*, vol. I, 1897].

Lenormand (C.) : Génération spontanée et ferments. Tours, Deslis, 1895.

Le Sénéchal (M. R.) : Note sur quelques animaux recueillis dans le canal de Caen à la mer. Caen, 1887.

Letellier (A.) : Essai de statistique végétale. La racine considérée comme un corps pesant. Caen, Lanier, 1893.

Levander (K. M.) : Peridinium catenatum n. sp. eine Kettenbildende peridinee, etc. [*Acta Soc. pro Fauna et Flora fennica*, IX, nº 10, 1893].

Levi-Morenos (Dott. David) : Contribuzione alla conoscenza dell' autocianina studiata in alcuni peli vegetali [Est. dagli *Atti dell R. Instituto veneto di sc, lettere ed arti.*, t. VI, série 6, 1888].

— Voir De Toni : Liste des algues trouvées dans le tube digestif d'un Tétard.

— Ricerche sulla fitofagia delle larve di Friganea. Venezia, Fontana, 1889.

— Voir De Toni : Pugillo di alghe Tripolitane.

— Elenchi di diatomée rinvenute nel tubo digirente d'animali acquatici, I, 1889.

— Voir De Toni : Index generalis annorum I-III, 1886-1888.

— Correspondance algologiqne [Est. dalla *Nuova Not.*, 26 octobre 1890].

— Giusepe Meneghini [Est. *Notarisia*, anno IV, nº 14].

Lignier (O.) : Sur l'origine de la génération et celle de la sexualité. Paris, 1899.

— De l'influence que la symétrie de la tige exerce sur la distribution, le parcours et les contacts de ses faisceaux libéro-ligneux [Ext. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4e série, 2e vol.].

— De l'importance du système libéro-ligneux foliaire en anatomie végétale, 6 août 1888.

— Observations sur la structure des Lécythidées [*Assoc. pour l'avanc. des sc.*, 1887].

— De la forme du système libéro-ligneux foliaire chez les Phanérogames [Ext. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 4e série, 2e vol.].

Lindroth (J. J.) : Mykologische Notizen.

Linossier (G.) : Recherches biologiques sur le champignou du muguet (2e mémoire) [Ext. des *Arch. de médecine expérimentale*, mars 1890].

Livingston (B. E.) : On the nature of the stimulus which causes the change of form in polymorphic green algae. Chicago, nov. 1900.

Lloyd (C. G.) : Catalogue of... Periodical Literature in the... Botanical department [*Cincinnati, Ohio*, january 1899].

— Fourth report on the Lloyd mycological Museum [*Cincinnati, Ohio for the Year*, 1898].

— Mycological notes [*Cincinnati, Ohio*, february 1899].

Loisel (Dr G.) : Les cartilages linguaux des mollusques (structure et développement histogénique) [Ext. *Journal de l'anatomie et de la physiologie*, 29e année, 1893, nº 4, juillet-août].

Lombroso (C.) : Virchow, e l'antropologia criminale [Estratto dell'*Arch. di Psichiatria, sc. penali ed antropologia criminal*, vol. XVIII, fasc. I].

Lucand (Le capitaine) : Les champignons de la France. Auch, Foix, 1890.

— Figures peintes de champignons, suite à l'Iconographie de Bulliard [Ext. *Revue mycologique*, avril 1882].

Luther (A.) : Ueber Chlorosaccus eine neue Gattung der Süsswasseralgen. [*Bih. Till. k. sv. v. et ak. Handl.* Bd. 24, Afd. III, n° 13].

Mac Leod (J.) : Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des arachnides [Ext. *Arch. de Biologie*, t. V, 1884].

— Untersuchungen über die Befruchtung einiger phanerogamen Pflanzen der Belgischen Flora [*Bot. Centralbl.*, 1885, Bd. 23, n°s 38-39].

— Untersuchungen über die Befruchtung der Blumen. [*Bot. Centralbl.*, Bd. 29, n°s 4-7, Jahrg. 8, 1887].

— Aanteekeningen omtrent den bouw en de bevruchting van eenige Bloemen de Belgische flora [*Bot. Jaarbock*, I, 1889].

— Veronica arvensis en Veronica serpyllifolia [*Bot. Jaarbock*, I, 1889].

— Statistische Beschouwingen omtrent de bevruchting der Bloemen door de insecten [*Bot. Jaarbock*, I, 1889].

Mac Millan (Conway) : Minnesota Plant Life [*Botanical*, série III, october 30-1899].

Magnier (Charles) : Scrinia Floræ selectæ, fasc. 12, 1893.

Magnin (A.) : Archives de la flore jurassienne [Ext. *Ann. Soc. Linn. de Lyon*, t. XLVI, 1899].

— Sur quelques plantes intéressantes du Lyonnais, de la Bresse et du Jura [Ext. *Ann. Soc. bot. de Lyon*, XXIV, 1899].

— Le Botaniste Lyonnais Claudius Martin et les Acer et Typha Martini [Ext. *Ann. Soc. Bot. de Lyon*, XXIV, 1899].

Magnus (P.) : Ueber einen in Sudtirol auf getretenen Mehlthau des Apfels [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 16, Heft 9].

— Johannes Rœper Biographischer Nachruf. [*Abh. des Bot. ver. f. d. provinz Brandenburg*, 27].

— Julius Münter Nachruf von [*Abh. d. Bot. ver. f. die provinz Brandenburg*, 27, 1885].

— Ueber die Beziehungen zweier auf Stachys auftretenden Puccinien zu einander [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 16, Heft 10].

Thorea ramosissima Bory bei Belgrad in Serbien und ihre weitere Verbreitung [*Abh. des Bot. ver. d. provinz Brandenburg*, 31].

— Sulla diffusione geografica della Sphaeroplea annulina (Roth) Ag. [*Nuova Not.*, 1890].

— Studien an der endotrophen Mycorrhiza (1900).

Maire (R.) : Sur la cytologie des Gastromycètes.

— Note sur le développement saprophytique et sur la structure cytologique des sporidies levures chez l'Ustilago maydis [Ext. *Bull. Soc. mycologique de France*, t. XIV, 4e feuille].

— Voir Gasser : Sur l'influence du calcaire sur la végétation, etc.

— Sur les phénomènes cytologiques précédant et accompagnant la formation de la téleutospore chez le Puccinia Liliacearum Duby (20 novembre 1899).

— Note sur un parasite de Lactarius deliciosus [Ext. *Bull. de l'herbier Boissier*, t. VII, n° 3, mars 1899].

Malbranche (A.). Voir Niel : Essai monographique sur les Ophiobolus observés en Normandie.

Manabu Miyoshi (Dr.) : Ueber chemotropismus der Pilze [*Sep. abd. aus d. Bot. Zeit.* Heft I, 1894].

Mannagetta (Dr G. R. B. von) : Ueber die Entwicklung und den Bau der schwimmorgane von Neptunia oleracea Lourr. [*Sitz. d. k. k. zool. Bot. Gesell. in Wien*, Bd. 39, 1 mai 1889].

— Hielt einen vortrag unter den Titel ; « Einige Bemerkungen zur systematischer Gliederung unserer Cruciferen » [*Silz. der k. k. zool. Bot. Gesell. in Wien*, Bd. XL, 5 märz 1890].

— Mittheilungen aus der Flora von Niederösterreich, II [*Ver. D. k. k. zool. bot. Gesells. in Wien*, Jahrg. 1891].

— Ueber die Baumgreuze in den Niederösterreichischen Alpen [*Mitth. der. Section f. nat. öst. Touristen Club.* III, Jahrg. n° 5, juin 1891].

— Ueber das vordringen östlicher steppen Pflanzen in oesterreich [*Mitth. d. Section f. nat. öst. Touristen Club.* II, Jahrg. n° 5, mai 1890].

— Die Nadelhölzer Niederösterreichs [*Blätt. des ver. f. Landeskunde v. nied.* Jahrg. 1890].

— Uebersicht der hybriden Pinus-Arten. [*Wiener illust. Garten Zeitung*. Juniheft 1890].

— Zur Pilzflora Niederösterreichs V. [*Ver. d. k. K. zool. bott. Gesells.* Bd. 39, 1889].

— Flora des stewart atolls im stillen Ocean.

— Versuch einer neuen Classification der Früchte.

Mansion (A.) : Le Thalictrum flavum (L.) [*Arch. Inst. bot. de l'Univ. de Liège*, vol. I, 1897].

Marchal (Em.). Voir Laurent : Recherches expérimentales sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures.

Marchand (Léon) : Synopsis et tableau synoptique des familles qui composent la classe des mycophytes (champignons et lichens) [Ext. *Bull. Soc. mycologique de France*, t. X, 3e feuille, p. 143, 1894].

Marchand (Léon) : Histoire de la découverte de la sexualité végétale [Ext. *Journal de micrographie*].
— De l'organisation des Burséracées (thèse). Paris, E. Martinet, 1867.
— Synopsis et tableau synoptique des familles qui composent la classe des Phycophytes, Algues, Diatomées et Bactériens. Paris, Antoine Dubois, 1895.
— Les virus-vaccins [*Journal de micrographie*, 6e année].

Martin : Exploration du tumulus du Tossen-Maharit.
— Les sépultures armoricaines.

Mattirolo : Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sul tubercoli radicali delle plante leguminose.

Maurizio (Adam) : Zur Entwickelungsgeschichte und systematik der Saprolegnien. München, Höfling, 1894.

Maury (P.) : Le Dimorphisme floral et la pollinisation du marronnier d'Inde [Ext. *Le Naturaliste*, 1888].
— Note sur les cypéracées du Mexique [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXIV, séance 29 mars 1888].
— Sur la morphologie des tubercules du Stachys affinis Bge [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXVI, séance 22 mars 1889].
— Observations sur le genre « Chevalliera » Gaudichaud et description d'une espèce nouvelle. [*Assoc. française p. l'avancement sc.*, Congrès de Toulouse, 1887].
— Voir Bonnet : D'Aïn-Sefra à Djenien-Bou-Resq.
— Sur les procédés employés par les Japonais pour obtenir des arbres nains [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. XXXVI, séance du 24 mai 1889].
— Anatomie comparée de quelques espèces caractéristiques du Sahara algérien [*Assoc. française p. l'avancement sc.*, Congrès de Toulouse, 1887].
— Le tracé des cartes de géographie botanique [Ext. *Journal Bot.*, 1er oct. 1889].
— Sur le mode de végétation de l'Hemiphragma heterophyllum Wall. [*Assoc. française p. l'avant. sc.*, Congrès de Nancy, 1886].
— Sur un Eranthemum nouveau du Gabon [Ext. *Journal Bot.* 1er sept., 1888].

Merrel (W. D.) : Contribution from the hull botanical Laboratory.

Miche (Hugo) : Histologische und experimentelle Untersuchungen über die Anlage der spaltöffumgen einiger Monokotylen.

Migula (W.) : Die Artzahl der Bakterien bei der Beurtheilung des Trinkwassers [*Cent. f. Bakteriologie*, VIII Bd., 1890, n° 12].
— Ueber den Einfluss stark verdünnter säurelösungen auf algenzellen [*Inaug. Dissertation*, 29 déc. 1888].
— Die verbreitungsweise der Algen [*Biologischen Centralb.*, Bd. 8, n° 17, 1 nov. 1888].

Migula (W.) : Beiträge zur Kenntniss des Gonium pectorale [*Bot. Centralb.*, Bd. XLII, 1890].

Millardet (A.) : Etude des altérations produites par le phylloxéra sur les racines de la vigne [Ext. *Actes Soc. Linn. de Bordeaux*, t. LIII, 1898].

— Note sur l'hybridation sans croisement ou fausse hybridation [Ext. *Mém. Soc. sc. phys. et nat. de Bordeaux*, t. IV, 4e série].

Minks (Arthur) : Die Mikrogonidien und die von Darbishire in Hyphenzellen gefundenen grünen Körperchen.

— Analysis der Flechtengattung Umbilicaria.

Mobius (M.): Algae brasilienses a el Glazion collectæ (cum 1 tab.) [*Not.* anno V, 31 agosta 1890, n° 20].

— Beitrag zur Kenntniss der Algenflora Javas [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1893, Bd. XI, Heft 2].

— Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Gewächse. Iéna, Fischer, 1897.

— Bemerkungen über die systematische Stellung von Thorea Bory [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1892, Bd. X, Heft 5].

— Ueber einige in Portorico gesammelte Süsswasser und Luft-Algen [*Hedwigia*, 1888, Heft 9-10].

— Beitrag zur Kenntniss der Gattung Thorea [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1891, Bd. 9, Heft 10].

— Bearbeitung der von H. Schenck in Brasilien gesammelten Algen [*Hedwigia*, 1889, Heft 5].

— Ueber das Vorkommen concentrischer Gefässbundel mit centralem Phloëm und peripherischem Xylem [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1887, Bd. V, Heft 1].

— B. Algen (excl. der Bacillariaceen) [*Bot.* Jahrg. XIV (1886) [I, abth., et 1885, 1887, 1888].

— Ueber den anatomischen Bau der Orchideen blätter und dessen Bedeutung für das system dieser Familie [*Jahrb. f. w. Bot.* 18 Bd.].

— Ueber eine neue Süsswasserfloridée [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1887, Bd. 5, General.].

— Berichtigung zu meiner früheren Mittheilung über eine neue Süsswasserfloridée [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1888, Bd. VI, Heft 8].

— Uebericht der Theorien über die Wasserbewegung in den Pflanzen.

— Beitrag zur Kenntniss der Algengattung Chaetopeltis Berthold [*Bot. Gèsel.* Jahrg. 1888, Bd. 6 Heft 7].

— Ueber den Glanz der Gelben Ranunculusblüten [*Bot. centralbl.* 1885, nos 29-30].

— Die neuesten Untersuchungen uber Anterozoidien und den Befruchtungsprozess bei Blütenpflanzen.

— Parasitismus und sexuelle reproduktion im Pflanzenreiche.

Moller-Eberswalde : Ueber einige besonders auffallende Pilze Brasiliens. [*Abth. für Bot.* 1897].

Montemartini (Luigi) : Seconda contribuzione allo studio del passagio dalla radice al fusto.

— Contribuzione allo studio del passagio dalla radice al fusto [*Bot. d. Univ. di Pavia,* nuova serie, vol. VI].

Morière (M.) : Sur les empreintes offertes par les grès siluriens dans le département de l'Orne et connues vulgairement sous le nom de « Pas de bœuf » [*Ass. française pour l'avanc. des sc.,* Congrès de Paris, 1878].

— Voir Davidson : Note sur les Brachiopodes.

— Le lias dans le département de l'Orne, son étendue, des fossiles [*Ass. franç. p. l'avanc. des sc.,* Congrès du Havre, 1877].

— Notes sur les crustacés fossiles des terrains jurassiques du département du Calvados, et sur une agglomération considérable de Mytilus gryphoides trouvée à la Caine (Cavados). Caen, Hardel, 1863.

— Note sur un Homalonotus du grès de May [*Bull. Soc. Linn. de Normandie,* 3e série, t. VIII].

— Notes géologiques et minéralogiques recueillies en Normandie. Caen, Hardel, 1865.

— Compte rendu de l'excursion de la Société Linnéenne de Normandie à Trouville-sur-mer, le jeudi 15 juillet 1863. Caen, Hardel, 1864.

— Discours prononcé à la séance solennelle de rentrée des Facultés de Droit, des Sciences et des Lettres et de l'Ecole de médecine, le 15 novembre 1862, Caen, Hardel, 1862.

— Excursion de la Société Linnéenne à Vire, le dimanche 8 juillet 1866. Caen, Hardel, 1866.

— Note sur une station de Silurien à la Brèche-au-Diable (Calvados) [*Ass. franç. p. l'avanc. des sc.,* Congrès de Montpellier, 1879].

— Note sur une éryonidée nouvelle trouvée à la Caine (Calvados) [*Bull. Soc. Linn. de Normandie,* 3e série, t. VII].

— Note sur deux espèces nouvelles de mytilidées fossiles trouvées dans le Calvados [Ext. du 13e vol. des *Mém. de la Soc. Linn. de Normandie*].

— Considérations générales sur l'espèce, influences du climat, du sol, de la culture et de l'hybridité sur les plantes. Etude spéciale du sol végétal (thèse). Paris, Didot, 1859.

— Note sur deux végétaux fossiles trouvés dans le département du Calvados [*Mém. Soc. Linn. de Normandie,* t. XIV].

— Note sur une maladie des pommiers causée par la fermentation alcoolique de leurs racines. Rouen, Cagniard, 1883.

— Note sur une nouvelle cycadée du lias [*Bull. Soc. Linn. Normandie,* 4e série, t. I].

— Excursions entre La Houblonnière et Lisieux et à Arromanches [Ext. 10e vol. des *Mém. Soc. Linn. de Normandie*].

— Note sur un dépôt de grès situé dans la commune de Sainte-Op-

portune (Orne) [Ext. du 9e vol. des *Mém. Soc. Linn. de Normandie*].

Morière (M.) : Procès-verbaux des excursions faites par la Soc. Linn. à Vaux-sur-Laison, le 3 juillet 1849 [Ext. 9e vol. des *Mém. Soc. Linn. de Normandie*].

— Note sur plusieurs cas tératologiques offerts par le Colza (Brassica campestris Dc.). Structure du pistil dans les crucifères. Caen, Hardel, 1864.

— Note sur une astéride fossile nouvelle trouvée dans l'oxfordien des vaches noires, entre Dives et Villiers-sur-mer [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. II].

— Cas tératologiques offerts par le Primula Sinensis Lindl. [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. VIII].

— Note sur les équisétacées du grès liasique de Sainte-Honorine-la-Guillaume (Orne) [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. V].

— Considérations générales sur la Flore fossile, et spécialement sur celle du Lias. Découverte du genre Lomatopteris [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. IV].

— Discours d'ouverture, séance publique, 4 décembre 1879. Caen, Hardel, 1880.

— Inauguration de la nouvelle galerie du jardin des plantes de Caen, le mercredi 6 mai 1863. Caen, Philippe, 1863.

— Rapport lu au conseil académique, le 26 novembre 1886. Caen, Delesques, 1886.

— Note sur l'opercule du Neritopsis. Caen, Hardel, 1880.

— Note sur quelques plantes de la Flore normande [Ext. du 7e vol. *Bull. Soc. Lin. de Normandie*, 1862].

— Note sur quelques herborisations faites en 1861 [Ext. *Mém. Acad. Sc., Arts et Belles-Lettres de Caen*].

— Notice biographique sur le Dr Perrier. Caen, Hardel, 1868.

— Deux genres de Crinoïdes de la grande oolithe. Caen, Hardel, 1881.

— Note sur le grès de Bagnoles (Orne). Caen, Hardel, 1878.

— Note sur un tronc fossile paraissant se rapporter au genre Cycadeomyelion (Saporta). Caen, Hardel, 1878.

— Note sur une Liliacée de la Californie [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, t. VIII].

— Transformation des étamines en carpelles dans plusieurs espèces de pavot [Ext. *Mém. Soc. Linn. de Normandie*, 1862].

— Note sur quelques mytilidées fossiles trouvées dans le Calvados [*Mém. Soc. Linn. Normandie*, t. XV].

— Note sur la nouvelle exploitation des ardoisières de Caumont [Ext. *Ann. Normand.*, année 1864].

— Note sur une fraxinelle monstrueuse [Ext. 8e vol. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*].

— Note sur une station du Lias supérieur dans le département du Calvados. Caen, Hardel, 1871.

Morière (M.) : Note biographique sur M. Roberge. Caen, Hardel, 1866.
— Crinoïdes des terrains jurassiques du Calvados [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 3e série, t. IV].
— Quelques observations critiques sur les espèces du genre Monotropa L. [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, séance du 28 février 1862].
— Excursion de la Soc. Linn. à Falaise, le dimanche 16 juillet 1865 [Ext. 10e vol. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*].
— Note sur deux cas de tératologie végétale [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, t. VI].
— Note sur quelques herborisations faites en 1860, etc. Caen, Hardel, 1861.
— Note sur un cas de chorise dans le Galanthus nivalis et de floriparité dans le Cardamine pratensis. Caen, Hardel, 1861.
— Excursion faite par la Soc. Linn. de Normandie les 28 et 29 juin 1873. à Clécy et à Condé-sur-Noireau.
— Rapport fait au conseil académique le 3 novembre 1887. Caen, Delesques, 1888.
— Notice biographique sur Alphonse de Brébisson. Caen, Hardel, 1874
— Note sur une fougère trouvée dans le grès liasique de Sainte-Honorine-la-Guillaume (Orne) [Ext. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 4e série, IIe vol.].
— Voir : Lithologie du fond des mers par Delesse.
— Note sur le Cycadeomyelon Apperti. Caen, Hardel, 1880.
— Note sur le grès de Sainte-Opportune et sur la formation liasique dans le département de l'Orne [Ext. *Mém. Acad. Impériale Sc., Arts et Belles-Lettres de Caen*, 1863].

Motelay (M.) : Monographie des Isoëteae [Ext. *Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux*].
— Définition de l'Isoetes Brochoni [Ext. *Actes et procès-verbaux Soc. Linn. de Bordeaux*, 5e série, t. XLV].

Mrazek (A.). Voir Vejdovsky : Centrosom und Periplast.

Mueller (F. de) : Index perfectus ad Caroli Linnaei species Plantarum. Melbourne, Bird, 1880.

Nadson (G.) : Ueber den Bau des Cyanophyceen-Protoplastes (Cyanophyceae s. Phycochromaceae) [*Scripta Botanica*, t. IV, 1894].

Narramore (W. M.) : List of the Fresh Water algae of the Liverpool district [*Liverpool Biolog. Soc.* april 10 th., 1891].

Naumann (Otto) : Uber den Gerbstoff der Pilze [*Inaugural-Dissertation*, 26 juin 1895].

Nawaschin (S.). Voir Woronin : Sclerotinia heteroica.

Nemec (B.) : Die reizleidenden structuren bei den Pflanzen.
— Ueber die Art der Wahrnemung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen.
— Ueber Experimentel Erzielte Neubildung von Vacuolen in hautun.-kleideten Zellen.

Nemec (B.). — Ueber Kern- und Zelltheilung bei Solanum tuberosum.

— Ueber den Einfluss niedriger Temperaturen auf meristematische gewebe.

— Ueber abnorme Kerntheilungen in der Wurzelspitze von Allium Cepa [*Sitz. der kongl. bohmis. Gesells. der wiss. math. nat. classe*, 1898].

— Cytologicka pozorovani na vegetacnich vrcholech Rostlin, XXXIII [*Vest. kral. ceske Spolec. Nauk. Trida math. prirodovedecka*, 1897].

— Zur Physiologie der Kern- und Zelltheilung [*Bot. Centralb.*, Bd. LXXVII, 1899].

— Ueber den Pollen der petaloiden Antheren von Hyacinthus orientalis L. [*Bull. int. Acad. sc. de Bohême*, 1898].

— Ueber das centrosoma der tierischen Zellen und die homodynamen Organe bei den Pflanzen [*Anatomischer anzeiger. Centralbl. f. die ges. wiss. anatomie*, XIV Bd., nos 22 und 23, 1898].

— Ueber die Ausbildung der achromatischen kerntheilungs figur im vegetativen und Fortpflanzungs Gewebe der hoheren Pflanzen [*Bot. Cent.* Bd. LXXIV, no 1, XIX Jahrg].

— Ueber die karyokinetische kerntheilung in der Wurzelspitze von Allium Cepa.

Nestler (A.). — Die ausscheidung von wassertropfen an den Blättern der Malvaceen und anderer Pflanzen [*Ak. d. wiss. in Wien math. nat.* Bd. CVI, abth. I, juli 1897].

— Ueber das vorkommen von Pilzen in wachhidderbeeren.

— Zur kenntniss der wasser ausscheidung an den Blättern von Phaseolus multiflorus wild. und Boehmeria, 3 novembre 1899.

— Die hautreizende Wirkung der Primula obconica und Primula sinensis Lindl., 1900.

— Die secretropfen an den laubblattern von Phaseolus multiflorus wild. und der Malvaceen, 14 novembre 1899.

— Untersuchungen über die ausscheidung von wassertropfen an den Blättern.

— Ueber einen in der Frucht von Lolium temulentum L. vorkommenden Pilz [*Berich. der deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 16, Heft 87].

— Die schleimzellen der Laubblatter der Malvaceen [*Os. bot. Zeits.*, 1898, Jahrg. XLVIII, no 3].

— Ueber die durch wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkernes und des Protoplasmes [*Ak. d. wiss. in Wien math. nat.* Bd. CVII, abth. I, juli 1898].

Neumann (R.). — Ueber die Entwickelungsgeschichte der Aecidien und Spermogonien der Uredineen [*Hedwigia*, 1894].

Neyreneuf (M.). — Sur la vitesse du son dans les vapeurs [Ext. *Ann. de chimie et de phys.*, 6e série, t. IX, déc. 1886].

Niel (E.). — Champignons nouveaux ou peu connus récoltés en Nor-

mandie (Seine-Inférieure, Eure et Orne) [Ext. *Bull. Soc. des amis sc. nat. de Rouen*, 2e semestre 1893].

Niel (E.) : Essai monographique sur les Ophiobolus observés en Normandie [Ext. *Bull. Soc. des amis sc. nat. de Rouen*, 1er semestre 1890].

Nihoul (E.) : Contribution à l'étude anatomique des Renonculacées [*Mém. cour. sav. étrangers*, t. LII].

Nordstedt (O.) : Australasian Characeae. Part. I, Lund. 1891.

— Conjugatae (Sämmtlich in süssem wasser gefunden) [*Exped. S. M. « Gazelle » IV Theil Bot.*].

— Desmidieer frän Bornholm, samlade och delvis bestämda af R. T. Hoff. [*Vid. medd. fra den nat. foren i kjobenhavn*, 1888].

— Einige Characeenbestimmungen [*Hedwigia*, Heft 7 u 8, 1888].

— Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue Scandinavicae quas adjectis algis marinis chlorophyllaceis et phycochromaceis (feuille 21, descriptiones system. dispositae et Index generalis fasciculorum 1-20, 1889) [*Bot. Notiser*, 1884].

— Algologiska smäsaker [*Bot. Not.* 1887 et 1899].

— On the value of original specimens [*Trans. from the « Bot. Notiser »*, 1891].

— De algis et characeis [*Aft. af Lunds univ. ärssk*, t. XXV].

— Fresh-water algae [*Kongl. sv. vet. akad. Handl.* Bd. 22, no 8].

— Symbolae ad floram Brasiliae centralis cognoscendam [*Vid. medd. fra den nat. Forening i kbbvn.* nr. 14-15, 1869].

Noël (P.) : Les ennemis du pommier. Description, mœurs et moyens pratiques de destruction [Ext. Revue *Le Cidre et le Poiré*, 1re et 2e édition].

Norton (J. B. S.) : North American species of Euphorbia section Tithymalus [*Printed in ad. from the Eleventh ann. Report of the Missouri Bot. Garden*, 1899].

Nylander (W.) : Conspectus synopticus Sticteorum. Caen, Hardel, 1868.

Oltmanns (F.) : Die Entwickelung der Sexualorgane bei Coleochaete pulvinata [*Flora od. allg. Bot. Zeit.*, 1898, Bd. 85, Heft I].

— Wasserbewegung in der Moospflanze.

— Ueber die Wasserbewegung in der Moospflanze und ihren Einfluss auf die wasservertheilung im Boden [*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Bd. IV, Heft I].

Ono (N.) : Ueber die wachthumsbeschlennigung einiger Algen und Pilze durch chemische Reise.

Ormerod (E. A.) : Clover [*Notes of observations of injurious insects and common crop pests*, During, 1889].

— Apple-American Blight ; woolly aphis-schizoneura lanigera Hausm [*Notes of observations of injurious insects and common crop pests*, During, 1890].

Osterhout (W. J. V.) : Befruchtung bei Batrachospermum.

Osterhout (W. J. V.) : On the Life-History of Rhabdonia tenera [*Ann. of Bot.*, vol. X, n° 39, septembre 1896].

— Ueber Entstehung der karyokinetischen spindel bei Equisetum [*Jahr. f. wiss. bot.* Bd. 30, Heft 27].

Otto (R.) : Arbeiten des chemischen Abtheilung der Versuchsstation des Kgl. pomolischen Instituts zu Proskau. O. S. im J. 99-00.

Overton (E.) : Ueber die anwendbarkeit des Schwefeldioxyds in der mikroskopie.

— Beitrage zur Histologie u. Physiologie der Characeen [*Bot. Cent.*, Bd. XLIV, 1890].

— Beitrag zur kenntniss der Gattung Volvox. [*Bot. Cent.*, Bd. 39, 1889].

— Mikrotechnische mittheilungen aus dem botanischen Laboratorium der Universität Zurich [*Zeits. f. wiss. mikroskopie und f. mikroskopische Technik*, Bd. 7, 1890].

Palla (E.) : Beitrag zur kenntniss des Baues des Cyanophyceen-Protoplasts [*Pring. Jahrbüchern f. wiss. bot.*, Bd. 25, Heft 4].

— Ueber ein neues organ der conjugatenzelle [*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1894, Bd. XII, Heft 6].

— Ueber eine neue, pyrenoidlose Art und Gattung der conjugaten [*Berich. d. deuts. Gesells.* Jahrg. 1894, Bd. 12, Heft 8].

Parmentier (P.) : Recherches taxinomiques sur les Gnavelles de France [Ext. *Ann. Soc. bot. de Lyon*, XXIV, 1899].

Passy (Louis) : Notice sur M. Duchartre [Soc. nat. agriculture de France, lue séance 19 déc. 1894].

Patouillard (N.). Voir Lagerheim (de) : Sirobasidium nouveau genre d'Hyménomycètes Hétérobasidiés.

Pierce (G. I.) : On the mode of dissemination and on the reticulations of Ramalina reticulata [*Deuts. Bot. Gesells.* 12, 7, 1894].

— Fixing and Imbedding Lichens [*From the Journal of applied microscopy*, vol. I, n° 6].

Percy (G.) : On the Fusion of nuclei among Plants : a Hypothesis [*Bot. Soc. of Edinburg*, session LXIII, déc. 1898].

Perredes (P. E. F.) : A contribution to the Pharmacognom of official Strophantus seed.

Perrot (A.) : Kernfrage und sexualität bei Basidiomyceten (*Inaugural-Dissertation*, Erlangen, 8 mars 1897].

Peters (W. L.) : Die organismen des sauerteigs und ihre bedeutung für die Brotgährung (juillet 1888).

Petit (Louis) : De la distribution des stomates foliaires [Ext. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, t. XLVI, 1894].

Pfeffer (W.) : Die Reizbarkeit der Pflanzen [*Gesells. deuts. nat. und ärzte verh.* 1893].

— Studien zur energetik der Pflanze [*Des 18 Bd. abh. d. math. physis. classe d. königl. säch. Gesells. d. wiss.*, n° 3, 1892].

Pfeffer (W.) : Ein neuer heizbarer objecttich nebst Bemerkungen über einige Heizeinrichtungen [*Zeits. f. wiss. mikroskopie und f. mikrosk. Technik,* Bd. 7, 1890].

— Druck- und arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen [*Des XX Bd. d. abh. der math. phys. classe d. königl. säch. Gesells. d. wiss.* no 3, 1893].

— I. Ueber aufnalme und ausgabe imgelöster Körper. — II. Zur kenntniss der Plasmahaut und der vacuolen [*Des XVI Bd. d. abh. d. math. phys. classe d. königl. säch. Gesells. d. wiss.* no 2, 1890].

— Bespricht im botanischen Institute ausgeführte Untersuchungen R. Hegler's über den Einfluss von Kugkräften auf die Festigkeit und die aus bildung mechanischer Gewebe in Pflanzen [*Berich. d. k. sächs. Gesells. d. wiss. math. phys.* 7 déc. 1891].

— De l'irritabilité chez les plantes [*Arch. sc. phys. et nat.*, no 11, 15 novembre 1893].

— Ueber die Ursachen der Entleerung der Reservestoffe aus Samen. [*Berich. d. math. phys. d. königl. sächs. Gesells. d. wiss. zu Leipzig,* 3 juli 1893].

— Ueber geotropische sensibilität der Wurzelspitze nach von dr. Czapek im Leipziger bot. Institute augestellten untersuchungen [*Berich. d. math. phys. d. königl. sächs. Gesells. d. wiss. zu Leipzig*, 2 juli 1894].

— Ueber untersuchungen des Herrn Dr. Miyoshi aus Tokio betreffend die chemotropischen Bewegungen von Pilzfäden [*Berich. d. math. phys. d. königl. sächs. Gesells. d. wiss*, 6 märz 1893].

— Communication du Dr Wehmer sur la formation de l'acide oxalique dans les champignons.

Pfeiffer (de W.) : Préparation des algues d'eau douce [Ext. *Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.* XXVI, 4].

Picard (M. E.). Voir Ditte : Recherches sur la nature et la composition chimique des eaux potables de Caen.

Picquenard (Ch.) : Herborisations dans le sud du Finistère [Ext. *Soc. sc. nat. de l'ouest de la France*, 2e année, 1892].

Pierre (J.) : Nouvelles études sur les acides propionique, butyrique et valérianique. Caen, Hardel, 1872.

— Distillation des mélanges en diverses proportions d'eau et d'alcool propylique [Ext. *Ann. chimie et de phys.*, 4e série, t. XXV, 1872].

— Recherches sur les produits alcooliques de la distillation des betteraves (1re et 2e partie), 1868 et 1870 [Ext. *Mém. Soc. Imp. Sc., Arts et Belles-Lettres de Caen*, 1868].

Pirotta (R.) : Sulla struttura anatomica della Keteleeria Fortunei (Murr.) Carr. [Estratto dal vol. VI, 1er semestre, fasc. 12, 1890].

— Intorno ai serbatoi mucipari delle Hypoxis [Est. dall' *Ann. del R. Inst. bot. di Roma,* vol. V, fasc. 2].

Pirotta (R.) : Sullo sviluppo del Cladosporium herbarum [Est. dall' *Ann. del R. Inst. bot. di Roma*, vol. V, fasc. 3].

— Osservazioni e ricerche sulle Cynomoriaceae.

Poirault : Ueber Konjugate Kerne und die Konjugate Kernteilung [*Biolog. Centralbl.* Bd. 16. 1 januar, nº 1, 1896].

— Les phénomènes de Karyokinèse dans les Urédinées [Ext. *Journal Bot.* 15 juillet 1895, comptes rendus].

— Sur les noyaux des Urédinées [Ext. *Journal Bot.*, compte rendu 15 juillet 1895].

Pollacci (G.) : Il biossido di zolfo come mezzo conservatore di organi vegetati.

— Recherches physiologiques sur l'assimilation chlorophyllienne.

— Sulla distribuzione del Fosforo nei tessuti vegetati.

— A proposito di una Recensione del signor Czapeck del mio lavoro Intorno all' assimilazione clorofilliana.

— Intorno ai metodi di Ricerca microchimica del Fosforo nei tessuti vegetali [*Atti dell. Ist. dell. Univ. di Pavia.* Nuova serie, vol. 6].

Popta (C. M. L.) : Beitrage zur Kenntniss der Hemiasci [*Flora oder allg. Bot. Zeit.*, Heft I, 1899].

Potonié (H.) : Die metamorphose der Pflanzen im Lichte palaeontologischer Thatsachen [*Nach. einem vortrag geh. in Berlin* 8 *oct.* 1897, 7. *nat. Feriencursus f. Lehrer an hoheren Schulen*].

Potter (M. C.) : On a bacterial disease of the Turnips [Brassica napus].

— On a bacterial disease.

Prenant (A) : Sur les dérivés branchiaux des reptiles [Ext. *Bibliographie Anat.* flle 5, 1898].

Pringsheim (N.) : J. B. Boussingault als Pflanzenphysiologie [*Bot. Gesells.* Jahrg. 1887].

— Ueber die Abhangigkeit der Assimilation grüner zellen von ihrer Sauerstoffathmung und den ort. wo der im Assimilations acte der Pflanzenzelle gebildete Sauerstoff entsteht [*Sitz. d. K. Preus. Akad. d. w.* 38, 1887].

Proskau (A.) : Zur Monilia Epidemie der Kirschbaüme [*Sond. abd. aus Gartenflora*, 1897].

— Ueber die in den letzten Jahren in Schlesien besonders hervorgetretenen Schäden und Krankheiten unserer Obstbäume und ihre Beziehungen zum wetter [*Sitz. d. section für obst. und Gartenbau* vom 13 dec. 1897].

Puchot (Ed.). Voir Pierre : Distillation des mélanges en diverses proportions d'eau et d'alcool propylique.

— Voir Pierre : Recherches sur les produits alcooliques de la distillation des betteraves.

Puriewitsch (K.) : Physiologische Untersuchungen uber Pflanzenathmung.

Puscariu (E.) : Sur l'agent pathogène de la rage, Jassy (Roumanie), 7 mars 1899.

Raciborski (M.) : Ueber den Einfluss ausserer Bedingungen auf die Wachsthumsweise des Basidiobolus ranarum [*Flora, Bot. Zeit.*, 1896, Bd. 82, Heft 2].

— Parasitische Algen und Pilze Java's, I, II, III, Theil.

— Voir Poirault : Ueber Konjugate Kerne und die Konjugate Kernteilung.

— Voir Poirault : Les phénomènes de Karyokinèse dans les Urédinées.

— Voir Poirault : Sur les noyaux des Urédinées.

Radais (M.) : Sur la culture pure d'une algue verte ; formation de chlorophylle à l'obscurité.

— Archives de Parasitologie.

— Sur l'appareil végétatif des Saprolégniées.

— La brûlure du sorgho.

— Table annulaire chauffante.

— Sur une zooglée bactérienne de forme définie.

Renault (B. M.) : Note sur le Clathropodium Moricri. B. R. [*Bull. Soc. Linn. de Normandie*, 4e série, t. I].

— Note sur les Tourbes [Ext. *Bull. du Muséum d'hist. nat.* no 1, p. 50, 1899].

Rigaux (E.) : Les produits de la Ferme et du Verger. Le Cidre [*Rev. mensuelle agricole et horticole*, no 42, juillet 1890].

— Le cidre et sa fermentation [méd. d'or de la Soc. des Agriculteurs de France, concours de 1894].

— Le cidre et le poiré [*Rev. mensuelle des intérêts pomologiques*, 1er sept. et 1er oct., nos 5 et 6, 1890].

— Le cidre et sa fermentation.

Ritzema Bos (I.) : Insnoeringsziekten, veroorzaakt door zwammen van Het geslacht Pestalozzia [*Tij. over Plantenz*, 4e joarg, 6e allever].

— De San José Scale in no 117, des 1 oter Jahrg (10 april 1898).

Rivière (A.) : Sur l'origine de la fumagine, appelée aussi morfée, maladie du noir, etc [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, séance 25 janv. t. XIV, 1867].

Robinson (B. L.) : Beiträge zur Kenntniss der Stammanatomie von Phytacrene macrophylla Bl. [*Bot. Zeitung*, 1889, Jahrg. XLVII, Taf. X].

Rosen (F.) : Ein Beitrag zur Kenntniss der Chytridiaceen [*Cohn. Beit. z. Biol. d. Pflanz.* Bd. IV].

Rosenberg (O.) : Die Stärke der Pflanzen im winter [*Bot. centralbl.* Bd. LXVI, no 11].

— Studien über die membranschleine der Pflanzen, I, Zur Kenntniss des Samenbaues [*Bih. Till. K. Sv. vet. ak. Handl.* Bd. 23, afd. III, no 8].

Rosenberg (O.) : Ueber die Transpiration der Halophyten [*öf. af. kongl. vet. akad. Förh.* 1897, n° 9].

— Ueber die verwendung von Prodigiosin in der botanischen mikrotechnik [*Zeits. f. wiss. mikrosk. und f. mikrosk. Technik*, Bd. XV, 1898].

— Studien über die membranschleine der Pflanzen II, vergleichende anatomie der Samenschale der Cistaceen [*Bih. Till. K. Sv. vet. ak. Handl.* Bd. 24, afd III, n° 1].

— Ueber die Transpiration mehrjahriger Blatter.

Rosenthal (I.) : Biologisches Centralbl. Bd. 17, 1 januar 1897, n° 1, Bd. 18, 1 januar 1898, n° 1, Bd. 19, 1 januar 1899, n° 1.

Rothert (W.) : Die Krystallzellen der Pontederiaceen.

— Ueber Sclerotium hydrophilium Sacc. einen sporenlosen Pilz [*Bot. Zeit.* 1892, nos 20-28].

— Ueber den bau der membran der Pflanzlichen gefässe [*Akad. d. wiss. in Kr.*, jan. 1899].

— Ueber parenchymatische Tracheïden und Harzänge im mark von Cephalotaxus-Arten [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1899, Bd. 17, Heft 7].

Roumeguère (C.) : Reliquae mycologicae libertianae (série IV) [Ext. *Revue mycol.* n° 21, janv. 1884].

— Serie tertia. — [Ext. *Revue mycol.*, 1er oct. 1883].

— Nouveaux documents sur l'histoire des plantes cryptogames et phanérogames des Pyrénées [Ext. du 22e *Bull. Soc. Agric., Sc. et Litt. du départ. des Pyr.-Orientalês*].

— Statistique botanique du départ. de la Haute-Garonne [Ext. de l'*Echo de la Province*, 5 avril 1876].

— Léon Dufour botaniste, Paris. J. B. Baillière, 1878.

— Flore mycologique du départ. de Tarn-et-Garonne. Agaricinées. Montauban, Forestié, 1880.

Roux (Cl. J. A.) : Végétation défectueuse et chlorose des plantes silicicoles en sols calcaires [Ext. *Ann. Soc. Linn. de Lyon*, t. XLVI, 1899].

Roux (G.) : Voir Linossier : Recherches biologiques sur le champignon du muguet.

Roze (E.) : Recherches biologiques sur l'Azolla filiculoides, Lamarck [*Centenaire de la Soc. Philom.* 1788-1888].

— Sur deux nouveaux types génériques pour les familles des Saprolégniées et des Péronosporées [Ext. *Ann. Soc. Nat.*, 2e série, t. II, 2e cahier].

— Des Myxomycètes et de leur place dans le système [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 20, séance 26 déc. 1873].

— De l'influence de l'étude des Myxomycètes sur les progrès de la physiologie végétale [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 19, séance 5 janv. 1872].

Rozo (E.) : De la fécondation chez les Cryptogames supérieurs et en particulier chez les Sphaignes [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 19, séance 9 février 1872].

— Sur le mode de fécondation du Najas major Roth et du Ceratophyllum demersum L. [Ext. *Bull. Soc. Bot. de France*, t. 39, séance 25 nov. 1892].

Saccardo (P. A.) : I Prevedibili funghi futuri secondo la Legge d'analogia [*R. Inst. veneto disc., lett. e art.*, t. 8, série 7, 1896-97].

— Sylloge Fungorum : plusieurs volumes de ce magnifique ouvrage.

— Voir Roumeguère : Reliquiae mycologicae libertianae (série IV).

Sadebeck (R.) : Kritische Untersuchungen über die durch Taphrina Arten hervorgebrachten Baumkrankheiten [*Jahr. d. Hamb. wiss. Anstalten 8 Bot. museums* 1890].

Saenz (Nicolas): Memoria sobre el cultivo del cafeto. Bogota (Colombia), *La Luz*, 1892.

Samuel és Kováts Gyula : Törzsnövények nevei meghatarozasara [*Melléklet à magyar növénytlapok* XIII, 1858].

Sand (R.) : Les Acinetiens d'eau douce en Belgique.

— Les laboratoires maritimes de zoologie.

Sappin-Trouffy : Sur la signification de la fécondation chez les Urédinées [Comptes rendus, 17 déc. 1894].

— De la spermatogenèse dans un testicule tuberculeux chez l'homme.

Sauvageau (M. C.) ; Sur une particularité de structure des plantes aquatiques. Paris, Gauthier-Villars, 1890.

— Observations sur la structure des feuilles des plantes aquatiques [Ext. *Journal de Bot.*, nos 1er et 16 févr., 16 mars, 1er avril, 1er et 16 mai, 1er juillet 1890].

— Contribution à l'étude du système mécanique dans la racine des plantes aquatiques, les Potamogeton [Ext. *Journal de Bot.*, nos 16 février et 16 mai 1889].

— Sur un cas de protoplasme intercellulaire [Ext. *Journal Bot.*, no 16 nov. 1888].

— Note sur l'Ectocarpus pusillus Griffiths (suite) [*Journal Bot.*, 9e année, no 16, 16 août 1895].

— A propos d'une note de M. W. Russell intitulée : Transformation des cônes de pins sous l'influence des vagues [Ext. *Journal Bot.*, no 1er mars 1893].

— Sur la racine du Najas [Ext., *Journal Bot.*, no 1er janv. 1889].

Saverio Belli : Giuseppe Gibelli.

Schenk (A.) : Ueber medullosa und Tubicaulis (Cotta] [*Des XVI Bandes d. abh. d. math. phys. de Königl. Säch. Gesells. d. wiss.* no *VI*].

Scherffel (A.) : Phæocystis globosa n. sp.

Schlagdenhauffen (F.). Voir Heckel : Sur le Gaertnera vaginata Poir., etc.

Schlagdenhauffen (F.) : Voir Heckel : Sur les deux variétés de Setarium senegalense (G. mélin), etc.

Schmidle (W.) : Chlamydomonas grandis (Stein) und Chlamydomonas Kleinii (Schmidle) [*Flora od. allg. Bot. Zeitung*, 1896, Bd. 82, Heft 2].

— Ueber einige von Knut Bohlin in pite Lappmark und Vesterbotten gesammelte Süsswasseralgen [*Bih. Till. K. sv. akad. Handl.* Bd. 24, afd III, n° 8].

— Untersuchungen über Thorea ramosissima Bory [*Hedwigia*, Bd. 35,1896].

— Algen aus den Hochsen des Kaukasus, 1897.

Schmitz : I. Untersuch. über die Struktur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzellen.

— II. Untersuch. über die Zellkerne der Thallophyten (algues marines) [*Der nied. Gesells. in Bonn*].

Schockaert (K.) : Nouvelles recherches sur la maturation de l'ovocyte de l'ordre du Thysanozoon Brocchi.

Schroder (Bruno) : Dangeardia, ein neues chytridineen genus auf Pandorinea Morum Bory.

Schütt (F.) : Sulla formazione Scheletrica intracellulare di un dinoflagellato [Est. d. *Nept.* n° 10, 31 ottobre 1891].

— Die Erklärung des centrifugalen Dickenwachstums der membran.

— Ueber organisations verhältnisse des Plasmaleibes der Peridineen [*Sitz. d. königl. Preuss. akad. d. wiss.* XXIV, 1892].

— Arten von Chaetoceras und Peragallia ein Beitrag zur Hochseeflora (*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1895, Bd. 13, Heft 2].

— Centrifugales Dickenwachsthum der membran und extramembranöses Plasma [*Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 33, Heft 4].

Schwendener (S.) : Die algentypen der Flechtengonidien. Basel, Schultze, 1869.

Scott (D. H.) : On Internal Phloëm in the Root and Stem of Dicotyledons [*Ann. of Bot.* vol. V, n° 19, august. 1891].

— On the Pitchers of Dischidia rafflesiana (Wall.) [*Ann. of. Bot.* vol. VII, n° 26, june 1893].

Senn (Gustave): Ueber einige colonie bildende einzellige algen. Bâle, 1897.

Servel (G.) : Contribution à l'étude des manifestations musculaires dans la blennorragie. Bordeaux, 1899.

Seynes (J. de) : Recherches pour servir à l'histoire nat. et à la flore des champignons du Congo français. Paris, Masson, 1897.

— Structure de l'hyménium chez un Marasmius. Paris, Gauthier-Villars (8 avril 1895).

— Un Ptychogaster du Congo [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XL, sess. ext. Montpellier, mai 1893].

— Etude sur l'absorption gastro-intestinale (Thèse, 24 février 1860). Montpellier, de Boehm, 1860.

Shaw (W. R.) : The Fertilization of Onoclea [*Ann. of Bot.* vol. XII, 1898].

— Contribution to the life-history of Sequoia sempervirens [*Bot. Gazette*, vol. XXI, 1896].

— Parthenogenesis in Marsilia [*Bot. Gazette*, août 1897].

— Ueber die Blepharoplasten bei Onoclea und Marsilia [*Berichte d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 17, Heft 7].

Shibata : Beitrage zur Wachstumsgeschichte der Bambusgewächse (1900).

Simkovics Lajos-Tol (Dr) : Inula Hybrida Baumg., etc, herb.! et En. III, 132 (1817) [*Magyar növenyt. Lapok.* VI, evf. 73, sz. januar. 1883].

Simon. Voir Foucaud : Trois semaines d'herborisations en Corse.

Smith (Erwin F.) : Wilt Disease of Cotton, Watermelon and Cowpea [*Bull. no 17 U. S. Depart. of Agricult.* 1899].

Smith (Lorrain) : East african Fungi [*Journal of Botany*, novembre 1895].

Solms-Laubach (H. G.) : Ueber die von Beccari auf seiner reise nach Celebes und neu-Guinea Gesammelten Pandanaceae [*Ann. Jardin Bot. de Biutenzorg*, vol. III, 1883].

— Die Entwickelung der Blüthe bei Brugmansia Zippelii und Aristolochia clematitis L. [*Bot. Zeit.* 1867].

— Anton de Bary. Strassburg, 1889.

— Die sprossfolge der Stangeria und der übrigen Cycadeen [*Bot. Zeit.* Jahrg. XLVIII, nos 12-15, 1890].

Sorokine (N.) : Nouveaux matériaux pour la Flore cryptogamique de l'Asie centrale [Ext. *Revue mycologique*, 1890].

Stahl (E.) : Der Sinn der Mycorhizenbildung.

— Ueber den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen [*Bot. Zeit.* Heft. V-VI, 1897].

Steinbrinck : Ueber den hygroskopischen Mechanismus von Stemblenteln und Pflanzen haaren.

— Zur terminologie der volumänderungen Pflanzlicher gewebe und organischer Substanzen bei wechseln dem Flüssigkeitsgehalt.

— Ist die Luftdurchlässigkeit einer Zellmembran ein Hindernin für ihre Schrumpsfelung ?

— Zum vorkommen nud zur Physik der Pflanzlichen cohäsions mechanismen.

— Ist die cohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen zellen die Ursache der schrumpfungs bewegungen von Antherenklappen sporangien und Moosblättern.

Stephen (K. Williams) : The specific gravity of some fresh-water animals in relation to their habits, development, and composition.

Sterckx (R.) : La tribu des clématidées [*Arch. Inst. bot. univ. de Liège*, vol. I, 1897].

Stevens (F. L.) : Contributions from the Hull Botanical Laboratory 16. The compound oosphere of Albugo Bliti [*Bot. Gazette*, vol. XXVIII, nos 3 and 4, 1899].

— Contributions from the Hull Botanical Laboratory XI. The effect of aqueous solutions upon the germination of fungus spores [*Bot. Gazette*, vol. XXVI, no 6, déc. 1898].

Stockmayer (S.) : Ueber Spaltalgen [*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1894].

— Das Leben des Baches (des wassers überhaupt) [*Berich. d. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1894].

Sturgis (W. M. C.] : Notes on some type specimens of Myxomycetes in the New-York state museum.

— Some common diseases of melons. Part. II, III. [The Connecticut agric. Experiment. station for 1895, 1898].

Tartalom : Tilia Haynaldiana sink, stiz-szirmu Harsfaink simoukal L. [*Magyar növ. Lapok*, XI, evf. 115, 116, s. z. 1887. Januar, februar].

Tavel (F. von) : Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Pyrenomyceten [*Bot. Zeit.* Jahrg XLIV, Taf 7, 1886].

Thaxter (Roland) : On the Myxobacteriaceæ, a new order of Schizomycetes [*Bot. Zeit.* vol. XVII, n° 12].

— Observations on the genus Naegelia of Reinsch [*Bot. Gazette*, no 2, vol. XIX].

— New genera and species of Laboulbeniaceae, with a synopsis of the known species [*Proceed. of the American acad.*, nov. 8, 1893].

— Further additions to the north american species of Laboulbeniaceae [*Acad. of arts and sciences*, march 9, 1892].

— New species of Laboulbeniaceae from various localities [*Sitz. d. w. akad.* LXXII, abth. 3, 1875].

— Notes on Laboulbeniaceae with descriptions of new species [*Zeits. f. w. Zool.* vol. IX, 1858].

— Helicocephalum, Gonatorrhodiella, Desmidiospora n. genera and Everhartia lignatilis n. sp. [*Bot. Gazette*, july 1891].

Thumen (de) : Fungi aliquot novi in terra Kirghisorum (imperii Rossici) a Juliano Schell lecti auctore [Estr. dal *Nuovo Giornale Bot. Italiano*, vol. XII, n° 3, luglio, 1880].

Thümen (von F.) : Beiträge zur Pilz-Flora sibiriens 4, 5 [conf. Bull. 1877, II ;Bull. 1878, III ; Bull. 1880].

— Neue Beiträge zur Pilz-Flora Wiens [*Ver. d. k. k. zool. bot. Gesells.* Jahrg 1878].

— Die Pilze der Obstgewächse. Wien, Frick, 1887.

— Die Black-rot-Krankheit der weinreben [*Allg. wein-zeit.*, 1891].

— Symbolae ad floram mycologicam Austriacam.

— Ueber einige besonders beachtenswerthe, durch parasitische Pilzehervorgerufene krankheiten der apfelbaumblätter [*Die Pilze der obstgewächse*, Wien, 1887].

Tison (A.) : Recherches sur la chute des feuilles chez les Dicotylédones.

Tison (Edouard) : Recherches sur les caractères de la placentation et de l'insertion dans les myrtacées et sur les nouvelles affinités de cette famille. Thèse, juin 1876, Paris, Pillet, 1876.

— Sur la chute des feuilles et la cicatrisation de la plaie (19 juin 1899. Comptes rendus).

— Sur la cicatrisation du système fasciculaire et celle de l'appareil sécréteur lors de la chute des feuilles [Comptes rendus, 10 juillet 1899].

Topsent (E.) : Description de Pontomyxa flava rhizopode marin, type multinucléé des Amoebaea reticulosa [*Arch. zool. exp. et gén.*, 3e série, t. I, 1893].

Trelease (William) : Some twentieth century Problems.

Trow (A. H.) : Observations on the Biology and Cytology of a new variety of Achlya americana [*Ann. of Bot.* vol. XIII, n° 49, march 1899].

— The Karyology of Saprolegnia [*Ann. of Bot.* n° 36, vol. IX, dec. 1895].

Vandenberghe (Ad.) : Etude des graines et de la germination des Salicornes de Heyst et de Terneuzen [Ext. *Bull. acad. roy. Belgique*, 3e série, t. XVIII, n° 12, 1899).

— Bijdrage tot de studie der Belgische Kustelora [*Bot. Jaarbock*, 1890].

Van der Stricht (O.) : Etude de plusieurs anomalies intéressantes lors de la formation des globules polaires. Bruxelles, Lamertin, 1899.

Van Tieghem : Sur les nodules nourriciers du Placente des Utriculaires.

— Sur la structure de l'ovule et de la graine et sur les affinités des Salicacées.

— Sur les prétendues affinités des Plombagacées et des Primulacées, 1899.

— Sur les prétendues affinités des Crucifères et des Papavéracées, 1899.

Vaullegeard (A.) : Sur les Helminthes des crustacés décapodes Brachyoures et Anomoures [*Ass. française p. l'avanc. des sc.* Congrès de Bordeaux, 1895].

— Note sur un cestode parasite de l'Hyas Aranea [Ext. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4e série, VIIe vol., 1re feuille.

— Métamorphoses et migrations du Tetrarhynchus ruficollis (Eisenhardt) [Ext. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4e série, Xe vol., 2e feuill.].

— Recherches sur les Tétrarhynques. Thèse 1899, Caen, Lanier, 1899.

— Notices Helmintologiques [Ext. *Bull. Soc. Linn Normandie*, 4e série, Xe vol., 2e feuille].

— Note sur la présence du Bucephalus heimeanus (Lacaze-Duthiers) dans le Tapes Decussatus (Linné) et dans le Tapes Pullastra (Mon-

tagne) [Ext. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 4e série, VIIIe vol., 1re feuille].

Vejdovsky (F.) und **Mrázek** (A) : Centrosom und Periplast [*Sitz. d. Konigl. böh. Gesells. d. wiss. math. nat. classe* 1898].

Vendryès. Voir Motelay : Monographie des Isoëteae.

Vidal (Louis) : Recherches sur le sommet de l'axe dans la fleur des Gamopétales (juin 1900).

— Voir Lachmann : Recherches préliminaires sur la climatologie des Alpes.

Vieillard (Eugène) : Notes sur quelques plantes intéressantes de la Nouvelle-Calédonie; Caen, Hardel, 1866.

— Plantes de la Nouvelle-Calédonie [Ext. XIXe vol. *Bull. Soc. Linn. de Normandie*].

Voglino (P.) : Ricerche intorno allo sviluppo del micelio della Peronospera nelle gemme della vite. [Est. *Coltivatore di Casalmonferrato*, anno 1892].

— Nota micologica [*Bull. Soc. bot. italiana*, n° 2, vol. XXII, 1891].

— Appunti alla flora micologica della Sardegna [Est. *Bull. Soc. italiana*, 10 août 1893].

— Ricerche intorno alla formazione di alcune mostruosita degli agaricini. Torino, Clausen, 1894.

— Osservazioni micologiche (notizie interno ad alcuni funghi raccolti nei dintorni di Busalla E. Ronco [Est. *Bull. Soc. bot. italiana*, 11 marzo 1894].

— Morfologia e sviluppo di un fungo agaricino (Tricholoma terreum Schaeffer [Est. dal *Nuovo Gior. Bot. Ital.* (nuova serie), n° 3, luglio, vol. II, 1895].

— Alcune osservazioni sullo Imbrunimento delle foglie della vite [Est. dal *Coltivator di Casale*, anno 39, n° 35].

— Enumerazione di alcuni funghi raccolti nella provincia di Massa Carrara [Est. *Soc. Toscana di sc. nat.*, vol. IX, fasc. 1].

— Ricerche intorno alla structura della « Clitocybe odora ». [*Bull. Ac. reale delle Sc. di Torino*, anno 1894-1895].

— Ricerche intorno all'azione delle Lumache e dei Rospi nello sviluppo di alcuni agaracini [Est. *Bot. italiano*, n° 2, vol. II, 1895].

— Ricerche intorno alle macchie nere delle foglie del Gelso ed alla flaccidezza del Baco da seta [Est. *Coltivatore di Casalmonferrato*, anno 40, 1894].

— Sopra alcuni casi teratologici di agaracini [Est. *Bull. Soc. bot. ital.* vol. XXIII, anno 1891].

Voigt (A.) : Localisirung des ätherischen oeles in den geweben der Allium-Arten [*Jahr. der Hamburgischen wiss. Anstalten*, VI].

Voinov (D. N.) : Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates [*Bull. Soc. des sc. de Bucarest, Roumanie*, an. VI, n° 6].

Voss (Wilhelm). Voir Thümen : Neue Beiträge zur Pilz-Flora Wiens.

Vuillemin (Paul) : La subordination des caractères de la feuille dans le Phylum des Anthyllis. Nancy, Berger-Levrault, 1892.

— Sur les effets du parasitisme de l'Ustilago antherarum (9 nov. 1891).

— Remarques sur la production des Hyméniums adventices [Ext. *Bull. Soc. mycol. de France*, t. VII, 1re feuille].

— Les tubercules radicaux des légumineuses [Ext. *Ann. Sc. agric. franç. et étrangère*, t. I, 1888].

— Sur une déformation parasitaire des feuilles de coquelicots comparée aux tubercules radicaux des légumineuses [*Bull. séances Soc. des sc. de Nancy*, nº 3, 1re année, 1er juin 1889].

— Structure et affinités des Microsporium [Ext. *Bull. Soc. mycol. de France*, t. XI, 2e feuille].

— Sur une maladie parasitaire du peuplier pyramidal [*Bull. séances Soc. des sc. de Nancy*, nº 2, 1re année, 1er mai 1889].

— Les unités morphologiques en botanique [*Assoc. pr. l'av. des sc. Congrès de Nancy*, 1886].

— Antibiose et symbiose [*Assoc. pr. l'av. des sc.* Congrès de Paris, 1889].

— Deuxième notice sur les travaux scientifiques. Nancy, Crépin-Leblond, 1895].

— Titres et travaux scientifiques. Paris, Davy, 1890.

— Association parasitaire de l'Æcidium punctatum et du Plasmopara Pygmaea chez l'Anemone ranunculoides [Ext. *Bull. Soc. bot. de France*, t. XLI, séance du 22 juin 1894].

Wager [Harold) : The nucleus of the Yeast-Plant [*Ann. of Bot.* vol. XII, nº XLVIII, 1898].

— On the structure and reproduction of Cystopus candidus Lev. [*Ann. of Bot.* vol. X, nº 39, sept. 1896].

— On the fertilization of Peronospora parasitica.

— The sexuality of the Fungi [*Ann. of Botany*, t. XIII].

Wahrlich (Voldemar). Beitrag zur Kenntniss der Orchideenwurzelpilze [*Bot. Zeit.* Jahrg. XLIV, Taf. III, 1886].

Warburg (O.) : Ueber Bau und Entwicklung des Holzes von Caulotretus Heterophyllus [*Bot. Zeit.* 1883, Jahrg. XLI].

Warming (E.) : Systematisch Botanik 3 Udg.

Wasielewski : Zur Kenntniss der Flagellaten des Rattenblutes.

Webber (H. J.) : Peculiar structure occurring in the Pollen tube of Zamia [*Bot. Gazette*, vol. XXIII, nº 6, june 1897].

— Report of the Botanist on the Grasses and Forage Plants, and the catalogue of Plants [*Nebraska state Board of agricult. for* 1889].

— Phenomena and development of Fecundation [*The american nat.* vol. XXVI, february 1892].

— Appendix to the catalogue of the Flora of Nebraska [*Trans. acad. sc. of St Louis*, vol. VI, nº 1, 1892].

Webber (H. J.) : Notes on the fecundation of Zamia and the pollen tube apparatus of Gingo. [*Bot. Gazette.* vol. XXIV, 24., nº 4, oct. 1897].

Weisse (A.) : Eine monstrose Frucht von Citrus aurantium, 14 avril 1899.

— Ueber Veränderung der Blattstellung an aufstrebenden Axillarzweigen.

— Beitrag zur Entwickelungs geschichte der Onagraceen-Blüthe mit besonderer Berück-sichtigung des unterständigen Fruchtknotens [*Sond. aus der Festschrift f. Schwendener*].

Westermaier (M.) : Zur kenntniss der Pneumatophoren.

— Zur Entwickelung und structur einiger Pteridophyten aus Java.

Wildeman (E. de) : Note sur le Cephaleuros virescens (Mycoidea parasitica (Cunningham) [*Notarisia*, ann. V, 30 aprile, nº 18, 1890].

— Observations sur quelques formes de Trentepohlia [Ext. *Compte rendu séance* 13 avril 1889 *Soc. royale bot. Belgique*, Bull., t. XXVIII 2e partie].

— Sur quelques espèces du genre Trentepohlia [Ext. *séance* 12 octobre 1889 *Soc. royale bot. Belgique*, Bull., t. XXVIII, 2e partie].

— Tableau comparatif des algues de Belgique [Ext. *séance* 8 déc. 1890, *Soc. royale bot. Belg.*, Bull., t. XXIV, 2e partie].

— Chytridiacées de Belgique [Ext. *Ann. Soc. Belge de microscopie* (*Mém.*), t. XIV, 1890].

— Notes mycologiques [Ext. *Ann. Soc. Belge de microscopie* (*Mém.*), t. XVII, 1893].

— Sur la réparation chez quelques algues [présenté à la classe sc. dans la séance 2 juillet 1898].

— Sur l'Ulothrix flaccida Kutz et le Stichococcus Bacillaris (Naeg.) [Ext. *Compte rendu séance* 7 avril 1888 *Soc. royale bot. Belgique*, Bull., t. XVII, 2e partie].

— Observations algologiques [*Bull. Soc. royale bot. Belgique*, t. XXVII et XXIX, 1888].

— Observations sur quelques formes d'algues terrestres épiphytes [Ext. *Bull. Soc. roy. bot. Belg.* t. XXVII, 1re partie, 1888].

— Premières recherches au sujet de l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence de la caryocinèse dans le règne végétal [*Mém. couronné Soc. roy. sc. méd. et nat. de Bruxelles* (concours de sc. nat.), 1890-1891].

— Observations sur quelques Desmidiées [*Bull. Soc. roy. bot. Belgique*].

— Sur quelques formes du genre Trentepohlia [Ext. *Compte rendu* 10 novembre 1888, *Soc. roy. bot. Belg.*, Bull., t. XXVII, 2e partie].

— Note sur le genre Trentepohlia [Ext. *Compte rendu séance* 9 novembre 1889 *Soc. roy. bot. de Belg.*, Bull. t. XXVIII, 2e partie].

— Quelques mots sur la Flore algologique du Congo [Ext. *Compte rendu*, *séance* 12 janvier 1889 *Soc. royale bot. Belg.* Bull. t. XXVIII, 2e partie].

Wildeman (E. de) : Desmidiées récoltées en Belgique en 1887 [Ext. *Compte rendu, séance* 12 novembre 1887, *Soc. roy. bot. de Belg.*, Bull., t. XXVII, 2e partie].

— Observations sur quelques formes du genre Trentepohlia Mart. [Ext. *Compte rendu séance* 6 mai 1888, *Soc. roy. bot. Belgique.*, Bull. t. XXVII, 2e partie].

— Etudes sur l'attache des cloisons cellulaires. Bruxelles, Hayez, 1893.

Wildiers (E.) : Inutilité de la lécithine comme excitant de la croissance.

Wille (N.) : Algologische Notizen, I-VI.

— Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der physiologischen Gewebesysteme bei einigen Florideen. [*Nova acta d. Ksl. Leop. Carol. Deuts. ak. d. natur.* Bd. LII. no 2].

— Om Fucaceernes Blaerer [*Bih. Till. k. sv. vet. ak. Handl.* Bd. 14, afd III, no 4, 1889].

— Litteraturbericht [*Sep. abd. aus Engler Bot. Jahr.* VII. Bd. 2, Heft 1885].

— Bidrag Til sudamerikas algflora I-III [*Bih. Till. k. sv. vet. ak. Handl.* Bd. 8, no 18, 1884].

— Fredrik Christian Schübeler [*Bot. Gesells.* Jahrg. Bd. X, 1892].

— Om nogle vandsoppe.

— Kritische Studien über die Anpassungen der Pflanzen an Regen und Thau [*Cohn. Beiträge Z. Biol. der Pflanzen,* Bd. IV, Heft 3].

— Om Faeröernes Ferskvaudsalger og om Ferskvaudsalgernes spredningsmaader [*Bot. Not.*, 1897].

— Ueber Pleurocladia lacustris A. Br. und deren systematische stellung [*Bot. Gesells.* 17 sept. 1882. Jahrg. 1895, Bd. 13, Heft 3].

— Mycologiske Notiser [*Bot. Not.*, 1893].

— Mittheilungen aus der biolog. Gesellschaft in Christiania [*Biolog. Centralbl.*, Bd. 16, no 3, 1 februar 1896].

— Ueber die Entwickelungsgeschichte der Pollenkörner der Angiospermen [*Christ. vid. selsk. Forh.* 1886, no 5].

— Ueber die Lichtabsorption bei den meeresalgen [*Biolog. Centralbl.*, Bd. 15, no 14, 15 juli 1895].

— Algologische mittheilungen [*Prings. Jahrb. f. wiss. Bot.* Bd. 18, Heft 4].

— Bidrag til algernes Physiologiske anatomi [*Kongl. sv. vet. ak. Handl.* Bd. 21, no 12].

Wilson (L. V.) : Observations on Conopholis Americana. Philadelphia, 1898.

Winkler (H.) : Ueber die Furchung umbefruchteter Eier unter der Einwirkung vom Extractivstoffen aus dem sperma.

Winogradsky (S.) : Beiträge zur morphologie und physiologie der Bacterien. Leipzig, Félix, 1888.

Wittrock (V.) : Voir Nordstedt : Algae aquae dulcis exsiccatae praecipue scandinavicae.

Woronin (M.). Voir Bary : Beiträge zur morphologie und physiologie des Pilze.

Woronin (M) : Sclerotinia heteroica [*Zeits. f. Pflanzenkrankheiten*, VI].

Wortmann (J.) : Zur Beurtheilung der Krümmungserscheinungen der Pflanzen [*Bot. Zeit.* 1888, nos 10 und 31].
— Ein neuer Klinostat [*Berich. deuts. Bot. Gesells.* Jahrg. 1886. Bd. IV, Heft 6].
— Der Thermotropismus der Plasmodien von Fuligo varians (Aethalium septicum d. aut.) [*Berich. d. deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1885, Bd. III, Heft 4].
— Zur Kenntniss der Reizbewegungen [*Bot. Zeit.* 1887, nos 48-51].
— Studien über geotropische nachwirkungserscheinungen [*Bot. Zeit.* n° 45, 1887].
— Ueber die Beziehungen der intramolecularen zur normalen athmung der Pflanzen (XX) [*Als. Dissertation der philos. Facultät in Würzburg vorgelegt*, 1879].
— Ueber die natur der rotirenden nutation der Schlingpflanzen [*Bot. Zeit.* 1886, nos 36-40].
— Theorie des Windens [*Bot. Zeit.* 1886, nos 16-21].
— Einige Bemerkungen zu der von Schwendener gegen meine theorie des Windens gerichteten Erwiderung [*Bot. Zeit.* n° 35, 1886].

Yasuda (Atsushi) : Studien über die anpassungs fähigkeit einiger Infusioren an concentrirte Lösungen.

Yerkes (K. M.) : Reation of entomostrata to stimulation by Light.

Zacharias (O.) : Ueber die Cyanophyceen, 1900.
— Orientierungsblätter für Teichwirthe und fischzüchter [Raben, 1897].
— Ueber einige mikrochemische untersuchungsmethoden [*Berich. d. deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1896, Bd. 14, Heft 8].
— Ueber nachweis und vorkommen von nucleïn [*Berich. d. deuts. bot. Gesells.* Jahrg. 1898, Bd. 16, Heft 7].
— Ueber das Verhalten des zellkerns in wachsenden Zellen [*Flora od. allg. bot. Zeit.*, 1895, 81 Bd., Heft 2].

Ziegler (Ernst) : Theoritisches zur Tierpsychologie und vergleichenden Neurophysiologie.

Zimmermann (A.) : Ueber die chemische Zusammensetzung des Zellkernes I [*Zeit. f. wiss. mikrosc.*, Bd. 12, 1896].

Zukal (H.) : Hymenoconidium petasatum. Ein neuer Pilz als Repräsentant einer neuen Familie [*Verh. d. k k. zool. Bot. Gesells.* Jahrg. 1888].
— Thamnidium mucoroides nov. spec. [*Verh. d. k. k. zool. Bot. Gesells.* Jahrg. 1890].
— Halbflechten [*Bot. Zeitung Flora*. Heft I, 1891].
— Epigloea bactrospora [*Bot. Zeit.* Jahrg. n° 9, 1890].
— Mykologische mittheilungen [*Bot. Zeit. Jahrg.* nos 5 et 6, 1893].
— Vorläufige mittheilung über die Entwicklungsgeschichte des Penicillium crustaceum Lk und einiger Ascobolus-arten [*Sitz. d. k. d. wiss.* 1 abth. nov. Heft, Jahrg. 1887].
— Ueber Zwei neue Myxomyceten [*Bot. Zeit.* Jahrg. 1893, nos 3 et 4].

TABLE DES ARTICLES

CONTENUS DANS LA SEPTIÈME SÉRIE DU « *BOTANISTE* »

(Fasc. 1-2, 10 février 1900)

(Fasc. 3-4, mai 1900)

(Fasc. 5, 1 août 1900)

(Fasc. 6, 10 avril 1901)

